

Série A - N° 1756

N° d'ordre 2622

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georges LEMÉE

1^{re} THÈSE. — Recherches écologiques sur la végétation du
Perche.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 1937, devant la Commission d'examen

- 2 DEC 1937

MM. BLARINGHEM..... *Président,*

PLANTEFOL..... } *Examineurs.*

MANGENOT..... }

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1937

RECHERCHES ÉCOLOGIQUES

SUR LA

VÉGÉTATION DU PERCHE

par Georges LEMÉE



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Georges LEMÉE

1^{re} THÈSE. — Recherches écologiques sur la végétation du
Perche.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 1937, devant la Commission d'examen

MM. BLARINGHEM..... *Président,*
PLANTEFOL.. } *Examineurs.*
MANGENOT }

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1937

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen honoraire. M. MOLLIARD.

Doyen...... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Professeurs honoraire	H. LEBESGUE.	FREUNDLER.	VESSIOT.
	A. FERNBACH.	AUGER.	P. PORTIER.
	Emile PICARD.	BLAISE.	M. MOLLIARD.
	Léon BRILLOUIN.	DANGEARD.	L. LAPICQUE.
	GUILLET.	LESPIEAU.	
	PÉCHARD.	MARCHIS.	

PROFESSEURS

G. BERTRAND. T	Chimie biologique.	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
M. CAULLERY. T	Zoologie (Évolution des êtres organisés)	ROBERT-LÉVY. T	Physiologie comparée.
G. URBAIN.... T	Chimie générale.	F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Émile BOREL.. T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	Henri VILLAT.. T	Mécanique des fluides et applications.
Jean PERRIN.. T	Chimie physique.	Ch. JACOB.... T	Géologie.
H. ABRAHAM.. T	Physique.	P. PASCAL.... T	Chimie minérale.
E. CARTAN.... T	Géométrie supérieure.	M. FRÉCHET.. T	Calcul différentiel et calcul intégral.
A. COTTON.... T	Recherches physiques.		Astronomie.
J. DRACH.... T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	E. ESCLANGON. T	
Charles FABRY. T	Enseignement de Physique.	M ^{me} RAMART-LUCAS.. T	Chimie organique.
Charles PÉREZ. T	Zoologie.	H. BÉGHIN ... T	Mécanique physique et expérimentale.
Léon BERTRAND. T	Géologie structurale et géologie appliquée.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
E. RABAUD.... T	Biologie expérimentale	PAUTHENIER....	Physique (P. C. B.).
M. GUICHARD... T	Chimie minérale.	De BROGLIE... T	Théories physiques.
Paul MONTEL.. T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	CHRÉTIEN	Optique appliquée
		P. JOB	Chimie générale.
		LABROUSTE.....	Physique du Globe.
		PRENANT	Zoologie.
P. WINTREBERT. T	Anatomie et histologie comparées.	VILEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
L. BLARINGHEM. T	Botanique.		
O. DUBOSCQ... T	Biologie maritime.	BOHN.....	Zoologie. (P. C. B.)
G. JULIA..... T	Mécanique analytique et Mécanique céleste	COMBES T	Physiologie végétale.
	Minéralogie.	GARNIER..... T	Mathématiques générales.
C. MAUGUIN .. T		PÉRÈS	Mécanique des fluides.
A. MICHEL-LÉVY. T	Pétrographie.	HACKSPILL.....	Chimie (P. C. B.)
H. BÉNARD.... T	Mécanique expérimentale des fluides.	LAUGIER	Physiologie générale.
A. DENJOY.... T	Application de l'analyse à la Géométrie.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronaut.
L. LUTAUD.... T	Géographie physique et géologie dynamique.	M. CURIE.....	Physique (P. C. B.)
Eugène BLOCH. T	Physique théorique et physique céleste.	G. RIBAUD.... T	Hautes températures.
	Physique.	CHAZY. T	Mécanique rationnelle
G. BRUHAT.....	Enseignement de Physique.	GAULT.	Chimie (P. C. B.).
E. DARMOIS.....		CROZE	Recherches physiques.
A. DEBIERNE.. T	Radioactivité.	DUPONT..... T	Théories chimiques.
A. DUFOUR.... T	Physique (P. C. B.)	LANQUINE.....	Géologie.
L. DUNOYER....	Optique appliquée.	VALIRON.....	Mathématiques générales.
A. GUILLIERMOND. T	Botanique.		
M. JAVILLIER... T	Chimie biologique.	BARRABÉ.....	Géologie structurale, géologie appliquée.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire... D. TOMBECK.



A LA MÉMOIRE

DE MON PÈRE

1880

1880



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553404_0002

RECHERCHES ÉCOLOGIQUES

SUR LA

VÉGÉTATION DU PERCHE

INTRODUCTION

Depuis environ quinze années, les études phytosociologiques ont pris en Europe une grande ampleur, groupées autour de trois centres principaux : Upsal, Zurich et Montpellier, autour desquels la Scandinavie, l'Europe Centrale et la partie occidentale de la région méditerranéenne ont été largement étudiées. Mais il n'en est pas de même de la partie française du Domaine atlantique, où les travaux phytosociologiques sur l'ensemble de la végétation d'un territoire donné sont rares et essentiellement floristiques ; telle est la belle étude d'ALLORGE sur le Vexin français (1922), qui prend pour nous un intérêt spécial par suite de sa proximité du Perche. Cependant aucun travail de synécologie, ou écologie sociologique, n'a encore été effectué dans le Domaine atlantique français. C'est pour combler une telle lacune que nous avons entrepris l'étude synécologique de la végétation d'un territoire de ce domaine : le *Perche*.

Les principales raisons qui nous ont conduit à choisir le Perche comme terrain d'étude sont les suivantes : 1° c'est une région naturelle dont les limites sont faciles à préciser dans leur ensemble ; 2° la variété de son relief, de ses terrains et de son climat provoquent une grande diversité dans sa végétation ; 3° les surfaces non livrées à la culture y sont encore en proportion notable, sous la forme de forêts, de tourbières, de landes, d'étangs ; 4° malgré sa proximité des environs de Paris, sa flore était encore fort mal connue ; les tra-

vaux d'ensemble publiés avant nous sur la flore du Perche sont, pour la partie comprise dans l'Orne :

A.-L. LETACQ : Recherches sur la distribution géographique des Muscinées dans le département de l'Orne et catalogue méthodique des espèces récoltées dans cette région (*Rev. de Bot.*, IV, 1885).

A.-L. LETACQ : Inventaire des plantes phanérogames et cryptogames vasculaires croissant spontanément ou cultivées en grand dans le département de l'Orne (*Bull. Soc. amis Sc. nat. Rouen*, 1905-06-07).

pour la Sarthe :

DESPORTES : Flore de la Sarthe et de la Mayenne (le Mans, 1838).

DIARD : Catalogue raisonné des plantes qui croissent naturellement à Saint-Calais et dans ses environs (Saint-Calais, 1852).

GENTIL : Inventaire des plantes vasculaires de la Sarthe (*Bull. Soc. Agric. Sc. Arts de la Sarthe*, 1892-93-94).

THÉRIOT et MONGUILLON : Muscinées du département de la Sarthe (*Idem*, 1899).

pour l'Eure-et-Loir :

E. LEFÈVRE : Botanique du département d'Eure-et-Loir (Chartres, 1866).

CH. DOUIN : Muscinées d'Eure-et-Loir (*Mém. Soc. nat. Sc. natur. et mathém. Cherbourg*, t. 35, 1905-06).

pour le Loir-et-Cher :

A. FRANCHET : Flore de Loir-et-Cher (Blois, 1885).

L. LEGUÉ : Catalogue des plantes vasculaires qui croissent naturellement dans le canton de Mondoubleau (Paris, 1891).

Nous avons pu compléter les observations contenues dans ces travaux par de nombreuses localités et espèces nouvelles pour le Perche, dont une partie a été publiée sous les titres suivants :

Second supplément à l'inventaire des Phanérogames et Cryptogames vasculaires du département de l'Orne (*Bull. Soc. Amis Sc. nat. Rouen*, 1934).

Sur quelques Phanérogames nouvelles pour le territoire du Perche (*Bull. Soc. Linn. Norm.*, t. 7, 1934).

*
* *

L'analyse floristique de la végétation demeure stérile tant qu'elle ne se complète pas de recherches écologiques ; aussi la phytosociologie actuelle fait-elle une place de plus en plus grande aux recherches synécologiques. BRAUN-BLANQUET écrivait en 1928 : « Les études sur la structure de la végétation sont vouées à échouer dans

leur objectif si elles ne sont pas accompagnées de la recherche des causes profondes de l'association et de la mutuelle dépendance des plantes qui la composent... La synécologie est inséparablement liée au concept de communauté de plantes » (*Pflanzensoziologie*, p. 71-72).

La synécologie « comprend l'étude des conditions de milieu et des adaptations des espèces végétales réunies en associations ». On doit donc y distinguer deux branches différentes, nettement définies par PAVILLARD (1935) :

1° La *synécologie mésologique* est l'étude des facteurs influant sur la vie végétale, de leurs variations, de leurs influences réciproques, et dont l'ensemble constitue le *milieu* ou *habitat*. Cette étude fait appel à de nombreuses sciences, particulièrement, en dehors des diverses branches de la Botanique, la Météorologie, la Pédologie, la Pétrographie, la Chimie du sol ; bien qu'elle soit une mosaïque de ces différentes disciplines, la synécologie mésologique est bien individualisée par l'objet de ses recherches et sa méthode propre.

2° La *synécologie éthologique* est l'étude de la réaction de la végétation sous l'influence des divers facteurs stationnels ; ce comportement est d'ordre physiologique (fonctions de croissance, de nutrition, de reproduction) et morphologique (« formes biologiques », périodicité).

L'étude mésologique doit précéder l'étude éthologique de la végétation, les relations de la première à la seconde étant des relations de cause à effet. Dans le présent travail, nous nous sommes limités à une étude mésologique, à laquelle nous avons joint cependant l'étude des « formes biologiques » et de la périodicité des groupements végétaux, à cause de leur action sur les conditions du milieu. Ce travail constitue en quelque sorte la première partie d'une série de recherches sur l'écologie de la végétation atlantique.

Dans cette étude, le plan suivant a été adopté :

— un premier chapitre est consacré à l'étude des *facteurs généraux du milieu*, topographie, climat, nature des sols, les caractères écologiques des différents habitats n'étant que des modifications locales plus ou moins grandes de ces facteurs généraux ;

— dans un second chapitre, nous exposons la *technique* de nos recherches, méthode d'analyse floristique et appareils utilisés dans l'étude des divers facteurs écologiques ;

— nous abordons ensuite l'étude analytique des groupements

végétaux aux points de vue floristique, synécologique et dynamique ; une étude de tout l'ensemble de la végétation nous aurait entraîné trop loin ; aussi avons-nous éliminé de celle-ci les groupements artificiels, créés par l'homme inconsciemment (associations rudérales et murales) ou édifiés par lui et maintenus sous son contrôle constant (moissons, cultures sarclées, prairies) ; seuls y sont compris les groupements naturels et semi-naturels, qui se rattachent à quatre grands ensembles physionomiques : les pelouses, les étangs, les tourbières et les forêts ; nous avons réunis ces groupements selon leurs affinités floristiques et écologiques en 7 chapitres : les pelouses xérophiles, les associations aquatiques et semi-aquatiques, les tourbières et prairies mouillées à Hypnacées, les landes sèches et tourbeuses, les plantations de pins, les associations silvatiques mésophiles, les associations silvatiques hygrophiles ;

— enfin nous concluons en dégageant le rôle joué par chaque facteur écologique du milieu dans la localisation et l'évolution des groupements végétaux.

*
* *

Avant d'aborder cette étude, il nous est particulièrement agréable de remercier tous ceux qui nous ont apporté leur aide et leurs conseils, et en particulier :

M. le Professeur CHOUX, à qui va toute notre gratitude pour l'intérêt avec lequel il a suivi nos recherches et la constante complaisance qu'il a apportée à les faciliter ;

M. H. DES ABBAYES, assistant à la Faculté des Sciences de Rennes, à qui nous devons la détermination de nos Lichens ;

M. POTIER DE LA VARDE, l'éminent bryologiste, qui a bien voulu vérifier et déterminer une partie de nos récoltes de Muscinées ;

M. G. MALCUIT qui, pendant son séjour comme professeur au lycée de Caen, a facilité notre initiation pratique à l'analyse floristique des associations ;

M. AUBERT, conservateur honoraire des Eaux-et-Forêts à Alençon, pour les précieux renseignements qu'il nous a donnés sur les forêts du Perche ;

M. J. BRAUN-BLANQUET, directeur de la Station de Géobota-

nique de Montpellier, à qui nous devons d'utiles indications concernant le choix de nos appareils de recherches ;

M. SANSON, directeur du service de la Climatologie à l'Office national météorologique, et Mlle GAROLA, secrétaire de la Commission météorologique d'Eure-et-Loir, qui nous ont aimablement fourni les renseignements climatologiques dont nous avons besoin ;

M. le docteur DELAUNAY, du Mans, à qui nous devons des indications géologiques sur le Perche sarthois ;

et enfin M. le Professeur MOREAU, successeur de M. le Professeur CHOUX à la chaire de Botanique de la Faculté des Sciences de Caen, qui a suivi avec intérêt la rédaction de ce travail et dont la bienveillance nous a permis de mener celui-ci rapidement à bonne fin.

CHAPITRE I

APERÇU GÉOGRAPHIQUE DU PERCHE

La flore du Perche doit avant tout sa composition actuelle à son passé : elle comprend les espèces qui, y ayant pris naissance ou ayant pu y émigrer, se sont maintenues jusqu'à nos jours malgré les vicissitudes du climat. L'étude de ce facteur historique primordial sort du cadre de notre travail.

La végétation actuelle s'agrège en groupements de physionomie et de composition floristique différentes sous l'influence sélective de conditions écologiques locales, dont l'ensemble constitue l'habitat ; l'habitat n'étant qu'une modification locale des facteurs généraux que sont le climat, la nature minéralogique du substratum et le relief, il nous est indispensable d'étudier le Perche à ce triple point de vue climatique, minéralogique et topographique au début de ce travail.

A. LA TOPOGRAPHIE DU PERCHE

Le territoire du Perche a l'aspect d'un quadrilatère aux quatre angles duquel se trouvent les localités de Moulins-la-Marche(Orne), la Loupe (Eure-et-Loir), Souday (Loir-et-Cher) et Tuffé (Sarthe). Sa largeur est de 70 km. du Nord au Sud et de 40 km. environ de l'Est à l'Ouest, et il s'étend sur quatre départements qui sont, par importance décroissante, l'Orne, l'Eure-et-Loir, la Sarthe et le Loir-et-Cher.

Une étude détaillée de la topographie du Perche a été faite par R. MUSSET (1919) ; nous l'esquissos ici brièvement. Le Perche est un territoire très accidenté constitué par le bord démantelé du pla-

teau crétacé couvert d'argile à silex qui limite à l'Ouest la cuvette du bassin de Paris. Ce « haut-plateau » qui domine les côtés Nord-Est et Est du quadrilatère percheron, s'y termine par un abrupt haut en moyenne de 80 mètres dont l'altitude s'abaisse du Nord au Sud de plus de 300 m. à 180 m. seulement.

À l'ouest de ce plateau érodé subsistent des buttes-témoins particulièrement nombreuses dans la partie Nord-Est comme le montre la carte fig. 1 où elles sont figurées en noir. Ces buttes dominent un bas pays de relief peu accentué constituant le « bas-plateau » et les « basses-collines » de R. MUSSET ; leur altitude moyenne varie de 150 à 200 m., descendant toutefois à près de 100 m. dans le Sud, tandis qu'au Nord de Mortagne l'altitude s'élève à plus de 250 m., constituant alors les « hautes-collines » de R. MUSSET. Dans ce bas pays, la vallée de l'Huisne forme une dépression qui, dirigée d'abord N.-W.-S.E. et étroite, s'élargit en prenant la direction N.-E.-S.W. ; encore à l'altitude de 104 m. à Nogent, l'Huisne quitte le Perche à l'altitude de 75 m. seulement.

B. LE SUBSTRATUM DU PERCHE

Alors que le plateau bordant le Perche au Nord et à l'Est a une structure géologique superficielle très simple, le pays percheron est constitué de terrains très variés par suite de son caractère accidenté, augmenté par la présence de failles de décrochement dirigées E.-W. et N.E.-S.W. (voir carte géologique fig. 1).

La géologie intéressant le phytogéographe uniquement par la nature minéralogique des formations qui constituent les roches-mères des sols, nous classons ces formations selon leurs caractères minéralogiques et non dans un ordre stratigraphique.

Nous nous sommes inspiré pour l'établissement de ce paragraphe des cartes géologiques des feuilles Mortagne, Nogent-le-Rotrou et le Mans par GUILLIER et JACQUOT, ainsi que de diverses publications de BIZET (1885-1888), E. FAUPIN (1909), WELSCH (1924), A. BIGOT (1926), P. DELAUNAY (1927-35, 1933).

1. FORMATIONS CALCAIRES.

Celles-ci sont représentées dans le Perche :

1° par le « calcaire corallien » du Lusitanien inférieur (J^3b, J^3c de

la carte géologique), formation épaisse de 25 m. environ de calcaire oolithique et pisolithique compact ou caverneux avec bancs graveleux. La roche affleure très rarement à nu sur les pentes et constitue pour la végétation les seules stations saxicoles naturelles du Perche. Le plus souvent elle est recouverte d'un sol peu épais et azonal ayant les caractères d'un *rendzina*. Les « calcaires coralliens » affleurent à l'Ouest où ils forment l'ossature des hautes-collines au Nord et à l'Ouest de Mortagne, des basses-collines au Sud-Ouest de Bellême et un îlot restreint à la Ferté-Bernard; ils portent surtout des moissons et, sur les pentes les plus fortes, des pelouses xérophiles, des bois et des plantations de pins.

2° par le calcaire à Astartes du Lusitanien supérieur ou Séquanien (J⁴), ensemble alternant de calcaire oolithique et lithographique, de Lumachelles, d'argile et même de sable en petits lits. Les sols de cette formation sont plus épais et constituent une excellente terre arable couverte de cultures; ils affleurent dans les mêmes régions que le calcaire corallien qu'ils recouvrent.

2. FORMATIONS CRAYEUSES.

Les terrains crayeux couvrent la moitié de la superficie du Perche dont ils constituent une partie des hautes-collines, les basses-collines et le bas-plateau, socle de faible relief supportant les buttes-témoins; cet aspect est particulièrement frappant au sud, dans le Perche-Gouët ou « pays des dômes ». La craie est presque entièrement d'âge cénomanien (c⁴, c^{4m}); un peu de craie turonienne a été conservée sous l'argile à silex aux environs de Longny, Nogent et Vibraye (c⁶) ainsi qu'un lambeau de Sénonien inférieur (c⁷) au-dessus de Nogent. Lithologiquement on observe tous les passages entre la craie légère arénacée et la marne; la craie-tuffeau de Théligny du Cénomanién moyen représente le premier type, tandis que la craie glauconieuse du Cénomanién inférieur et la craie turonienne sont marneuses. La craie-tuffeau peut former des *rendzina* identiques à ceux que ROBINSON a décrits sur la craie du Sud de l'Angleterre (1931), tandis que la craie marneuse se décompose en sols argileux plus ou moins décalcifiés à niveau imperméable de « *glei* »; la première porte des cultures, des prairies, des bois restreints et quelques pelouses xérophiles; la seconde est couverte presque uniquement de prairies naturelles.

3. FORMATIONS ARGILEUSES.

Les dépôts argileux du Perche sont stratigraphiquement très variés :

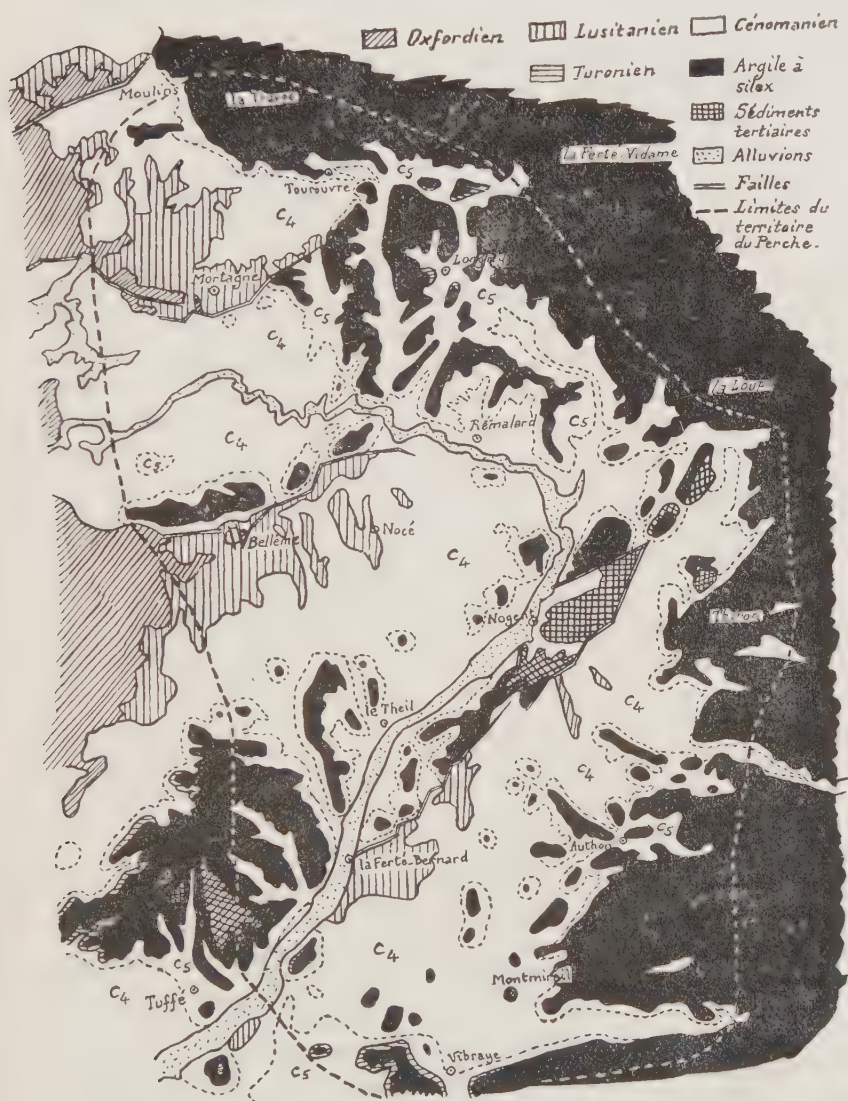


Fig. 1. — Carte géologique du Perche (le pointillé marque la limite du Cénomanién marneux [C₄] et sableux [C₅]).

1° Les argiles et marnes oxfordiennes (J²), avec niveaux de calcaire marneux, largement représentées à l'ouest du Perche entre celui-ci et les campagnes bathoniennes, entre dans le Perche à la faveur des failles de Mortagne et de Bellême et au voisinage de ces deux villes.

2° Le Cénomanien débute par un niveau de glauconie à *Ostrea vesiculosa* (c³) épais de 5 à 10 mètres, marne compacte colorée en vert sombre par la glauconie ; il forme une auréole autour des calcaires jurassiques du Perche. Cette formation et la précédente portent des sols à « *glei* » voisins de ceux de la craie marneuse et couverts en majeure partie de prairies naturelles.

3° Mais les formations argileuses les plus développées sont les argiles à silex provenant de la décalcification de la craie (e.). On voit sur notre carte où elles sont représentées en noir qu'elles couvrent la surface des buttes-témoins et du haut-plateau d'un revêtement continu. Son épaisseur est très irrégulière et sa constitution varie d'une argile plastique compacte à une argile fortement sableuse, toujours riche en silex. Dans les limites du Perche elle est couverte presque entièrement de forêts et forme des sols plus ou moins podzolisés à niveaux de glei et d'alios.

4° Aux environs de Nogent, on voit une argile à meulière provenant de la décalcification de calcaires marneux lacustres d'âge tertiaire (e² m, e n) ; elle porte des sols et une végétation identiques à l'argile à silex.

4. FORMATIONS SABLEUSES.

Au point de vue écologique, il est important de distinguer les sables exclusivement siliceux des sables plus ou moins calcaires. Ces derniers sont, dans le Perche :

1° Les sables ferrugineux de l'Oxfordien supérieur (J³a, J³s) affleurant sur une épaisseur moyenne de 8-10 m. sur les flancs des hautes-collines à l'ouest de Mortagne ainsi qu'entre Bellême et Saint-Cosme. Ils sont généralement couverts de prairies et de bois à forte pente.

2° Les sables de Lamnay (c⁴s), épisode sableux apparaissant au sud entre la craie glauconieuse et la craie-tuffeau du Cénomanien ; ce facies, prenant de l'extension vers le sud-ouest, rend le Cénomanien entièrement sableux hors de celui-ci. Ces sables micacés, ren-

fermant des bancs calcaires plus ou moins durs, portent des cultures et, dans les espaces incultes, des pelouses xérophiles.

Les sables exclusivement siliceux sont :

1° Les sables du Perche (c^s) du Cénomanien supérieur (limités, sur notre carte, du Cénomanien inférieur par un trait discontinu) forment une puissante assise de 35 à 50 m. localisée sur les flancs des hauts-plateaux et des buttes-témoins. Ces sables très perméables forment des sols fortement podzolisés, agglomérés dans leurs horizons inférieurs en bancs de grès ferrugineux qui constituent les « roussards » du Perche. Leur végétation consiste en moissons et surtout en bois et forêts plus ou moins dégradés à l'état de landes et de pelouses.

2° Les sables et grès à Sabalites (e_{IV}), d'âge tertiaire, sont des sables fins quartzeux partiellement cimentés en bancs de grès siliceux renfermant les nombreux restes d'une flore étudiée par CRIÉ. On les observe sur une assez grande surface à l'Est de Nogent, où leur végétation est celle des sables du Perche.

3° Les sables à silex (M), qui couvrent une grande partie de l'argile à silex, proviennent du remaniement de celle-ci aux époques glaciaires ; ce sont des sables plus ou moins argileux et riches en silex brisés. D'après le docteur Delaunay, une partie proviendrait du remaniement des sables à Sabalites. Leur végétation est presque exclusivement silvatique et repose sur des sols fortement podzolisés.

Les alluvions et limons des plateaux, dépôts allochtones de caractères lithologiques variables, étant presque entièrement couverts de prairies et de cultures, ne nous intéressent pas. Quant aux dépôts tourbeux, ils seront étudiés ultérieurement.

Les considérations topographiques et géologiques qui précèdent nous permettent de délimiter le territoire du Perche en faisant ressortir son unité géographique. Au Nord et à l'Est il est limité par le haut-plateau descendant en pente douce vers le Nord-Est et l'Est (1) ; au Nord c'est le pays d'Ouche, à l'Est le Petit-Perche, ce dernier limité lui-même vers l'orient par la vaste plaine de Beauce couverte de limons fertiles. Au Sud commence le Vendômois. Au

(1) Nous comprenons dans le Perche le bord du haut-plateau, couvert par une ligne presque ininterrompue de forêts, à cause même de son aspect boisé.

Sud-Ouest, c'est la disparition du facies crayeux du Cénomaniens qui marque la limite de notre territoire. A l'Ouest, le Perche est nettement délimité par la disparition des buttes-témoins de sables du Perche, et des calcaires lusitaniens, et par l'extension de l'Oxfordien argileux formant un territoire de relief mou couvert de prairies.

C. LE CLIMAT DU PERCHE

Nous comprenons sous le nom de facteurs climatiques, dans un sens large, l'ensemble des facteurs météorologiques dont la résultante est le climat. PAVILLARD (1935) y distingue des *facteurs cosmiques* constitués par le rayonnement thermique et lumineux du soleil, des *facteurs atmosphériques* où il range le vent et un *facteur hydrique* constitué par l'eau sous ses trois phases. La plus grande partie de notre documentation a été puisée dans les Annales du Bureau central Météorologique et les publications de l'Office national météorologique.

1. CLIMAT LUMINEUX.

Deux facteurs sont à considérer : la durée de l'éclairement et son intensité.

a) *Durée de l'éclairement* : dans la région parisienne, la durée théorique des heures d'insolation, du lever au coucher du soleil, est la suivante :

janv.	févr.	mars	avril	mai	juin	juil.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	année
270	283	367	409	471	480	486	442	377	333	274	256	4448

b) *Intensité de l'éclairement* : celle-ci dépend de la hauteur du soleil, de la pureté de l'atmosphère et de sa teneur en vapeur d'eau, de l'altitude et de la nébulosité. Des mesures d'intensité lumineuse prises par PÉCHEUX (1934) à 2 km. au nord de Rouen (alt. 140 m.) ont donné les résultats suivants aux équinoxes et solstices :

1e 21.III, 50.000 lux	1e 23.IX, 46.000 lux
1e 21.IV, 70.000 lux	1e 22.XII, 16.000 lux

Des mesures de la radiation calorifique globale (radiation solaire directe + radiation diffusée) effectuées au Mont-Valérien et publiées par SANSON en 1932, montrent un total annuel de 114,4 grandes calories par cm² avec minimum de 3,2 en janvier et maximum de 16,8 en juillet.

Quant à la nébulosité, elle est comprise, d'après la carte d'iso-

nèphes dressée par Teisserenc de Bort en 1884, entre 6 et 7/10, comme toute la partie Nord du Domaine atlantique, alors que son sous-secteur aquitainien présente une nébulosité de 5 à 6/10 seulement. La nébulosité diminue notablement le nombre d'heures d'insolation ; voici, d'après SANSON (1932), le nombre moyen d'heures d'insolation par mois aux environs de Paris :

janv.	févr.	mars	avril	mai	juin	juil.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	année
59	87	125	164	225	225	239	229	164	114	65	48	1744

2. CLIMAT THERMIQUE.

a) *Moyennes annuelles et amplitude thermique annuelle* : la carte fig. 2 montre que la moyenne annuelle, inférieure à 9°5 sur le haut-plateau au Nord s'élève à 10°5 dans le Sud. Mais les variations thermiques ont une plus grande influence sur la végétation que les moyennes annuelles ; la tableau ci-dessous donne les moyennes mensuelles d'une station du Nord du Perche et de deux stations encadrant ce territoire à son voisinage, Alençon à l'Ouest, Châteaudun au Sud-Est :

TABLEAU 1. — *Moyennes thermiques mensuelles.*

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Année
Saint - Mard - de- Réno	2,3	3,6	5,5	9,3	12,0	15,8	17,5	17,2	14,6	10,0	5,5	2,4	9,7
Alençon	2,4	3,4	6,2	9,3	12,6	16,0	17,6	17,0	14,6	9,5	6,6	3,5	9,97
Châteaudun	2,1	3,4	5,6	9,3	13,1	16,8	18,9	18,1	15,0	10,1	5,6	2,3	10,07

A Châteaudun, station plus continentale, les moyennes extrêmes sont plus éloignées : 16°8 contre 15°4 dans les 2 autres stations ; les écarts augmentent vers l'Est (17°9 à Strasbourg), alors qu'ils se réduisent à l'Ouest sous les influences maritimes (9°7 à Roscoff).

b) *Température hivernale* : la carte fig. 3 montre qu'en janvier, mois le plus froid, la température moyenne est comprise entre 2 et 3°, sauf sur le haut-plateau et la butte-témoin de la forêt de Bellême où elle descend au-dessous de 2°. Plus à l'est, jusqu'aux environs de Paris, la moyenne de janvier remonte au-dessus de 2° ; la bordure percheronne du haut-plateau et le pays d'Ouche au Nord forment un îlot de froid, où il y a plus de 70 jours de gelée par an, tandis qu'il y en a moins de 60 au sud du Perche (voir PASSERAT, 1902).

c) *Température estivale* : juillet est le mois le plus chaud, avec une moyenne de 17 à 18° ; la carte fig. 4 montre que celle-ci descend au-dessous de 17° au Nord et est supérieure à 18° dans le Sud. Aux environs de Paris elle est partout supérieure à 18° tandis qu'elle lui est partout inférieure à l'Ouest du Perche.

3. CLIMAT HYDRIQUE.

a) *Précipitations* :

1° La *hauteur annuelle* des précipitations s'étage dans le Perche entre 500 et 850 mm. (voir carte fig. 5), ces fortes différences étant

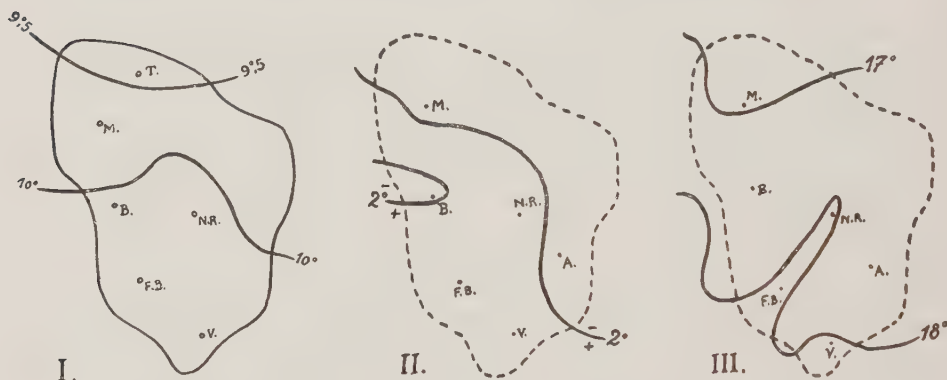


Fig. 2,3,4. — Climat thermique du Perche : moyenne annuelle (I), isothermes de janvier (II) et de juillet (III).

dues à l'altitude, l'exposition, la distance à la mer et aux massifs boisés (1). A l'Ouest, la pluviosité augmente sous l'influence de la proximité de la mer : presque toute la Basse-Normandie reçoit plus de 800 mm. de pluie, comme le bord Nord du haut-plateau percheron. Vers l'Est au contraire, le bassin de Paris est fort peu arrosé : la Seine et la Seine-et-Oise, avec des moyennes de 561 et 584 mm., sont les deux départements les plus secs de France ; l'Eure-et-Loir est le quatrième, malgré ses stations pluvieuses du Perche ; les Bouches-du-Rhône arrivent troisième, mais comme le fait remarquer SANSON (1932), la répartition annuelle des pluies y est toute diffé-

(1) Les forêts du Perche étant localisées sur les parties élevées, il est difficile de faire la part de l'influence respective de l'altitude et du boisement sur l'augmentation de pluviosité. D'après HUFFEL (1910), la forêt provoque un surcroît de pluviosité pouvant atteindre 23 %.

rente. Au Nord, l'Ouche et le Lieuvin, moins élevés que le Nord du Perche, sont un peu moins arrosés que celui-ci. Au Sud, le Haut-Maine et le Vendômois, territoires secs, reçoivent moins de 600 mm.

2° La *répartition mensuelle* des précipitations dans le Perche fait ressortir un minimum en février, un maximum principal en octobre



Fig. 5. — Répartition des pluies dans le Perche.

et un secondaire en juin-juillet, comme le montrent les exemples du tableau suivant (ANGOT, 1911) :

TABLEAU 2. — *Précipitations mensuelles dans quelques stations du Perche.*

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	An.
Tourouvre, 283 m.	71	52	63	57	69	71	75	70	80	90	74	75	847
Bellême, 222 m.	70	50	60	56	68	71	71	63	73	83	71	76	812
Thiron-Gardais, 240 m.	61	48	55	53	62	70	63	61	63	74	65	68	743
La Loupe, 214 m.	60	45	53	50	61	66	67	60	63	71	63	63	722
Nogent-le-Rotrou, 142m.	59	43	51	50	60	70	64	56	63	72	64	62	714
La Ferté-Bernard, 99 m.	34	28	35	38	47	52	46	45	49	58	47	41	520
Montmirail, 232 m.	36	31	35	37	49	53	49	45	52	54	41	37	519

La répartition saisonnière, étudiée par R. MUSSET (1934) dans le Nord-Ouest de la France, est dans le Perche la suivante par ordre décroissant : automne (A) — été (E) — hiver (H) — printemps (P), sauf dans la partie Sud-Ouest où, l'hiver devenant plus sec, la formule devient A-E-P-H.

Vers l'Ouest, le maximum secondaire estival s'atténue et dis-

paraît pour parvenir à un minimum : c'est le régime océanique, de formule A-H-P-E. Vers l'Est au contraire le maximum automnal disparaît devant le maximum estival et la formule devient E-A-P-H (1). Les courbes fig. 6, donnant les coefficients pluviométriques relatifs mensuels d'une station océanique, d'une station continentale et de stations du Perche, montrent bien le caractère intermédiaire de celui-ci. D'après la classification établie par A.

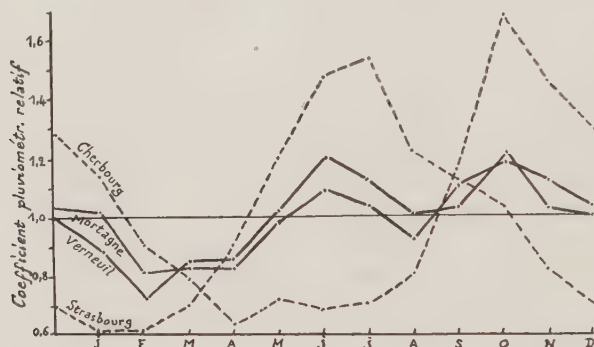


Fig. 6. — Coefficients pluviométriques mensuels d'une station océanique (Cherbourg), d'une station continentale (Strasbourg) et de deux stations intermédiaires du Perche.

COUTAGNE des régimes pluviométriques de la France (1935), le Perche entre dans le régime semi-continental.

Nous n'avons pas de données sur le nombre de jours de pluie dans le Perche ; mais les données suivantes, relatives à la Seine-et-Oise à l'Est (SANSON, 1932) et à une station bas-normande à l'Ouest (de FÉLICE, 1907), en donneront une idée :

TABLEAU 3. — Nombre de jours de pluie.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	An.
Seine-et-Oise	16	13	15	14	14	12	12	12	11	15	16	17	167
Sainte-Honorine (Calv.)	15	14	14	13	13	12	13	13	14	18	16	17	171

(1) La station de Montmirail, comme le montre le tableau 2, possède un maximum de juin déjà presque égal à celui d'octobre.

Ce nombre élevé et peu variable d'un mois à l'autre indique un climat constamment pluvieux.

b) *Etat hygrométrique* : plus que la pluviosité, l'état hygrométrique et surtout le déficit de saturation de l'air rendent compte de l'humidité réelle d'un territoire. Malheureusement nous ne possédons dans le Perche aucune série de mesures utilisable. Des résultats provenant de stations situées à l'ouest (de FÉLICE, 1907) et à l'est du Perche (SANSON, 1932) permettront de se faire une idée de ce facteur dans notre territoire :

TABLEAU 4. — *Humidité relative dans le Nord-Ouest de la France.*

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	An.
Saint-Lô (Manche)	85	84	83	81	79	81	83	84	85	86	88	88	83,8
Ernée (Mayenne)	89	85	78	75	73	77	79	80	83	86	90	91	83,1
Paris (Saint-Maur)	87	82	76	70	71	73	73	75	81	86	87	88	79

Le minimum se produit au printemps et non en été par suite de la pluviosité supérieure de cette dernière saison.

4. RÉGIME DES VENTS.

Le rôle mécanique du vent, très important dans les territoires montagneux et sur le littoral, est négligeable dans les territoires peu accidentés comme le Perche. Par contre il joue un rôle important en créant des microclimats différents selon les expositions : les vents de secteur S.W. à N.W., établis par régime cyclonique, amènent un air maritime doux et humide avec pluies ; les vents de N.E., provenant d'un régime anticyclonique sur l'Europe occidentale, sont plus secs, froids en hiver, chauds en été ; les vents de S.E. et de S., établis en régime de transition, sont secs et très chauds en été et amènent le plus souvent la formation d'orages. Or, les vents dominants sont les vents de N.E., suivis de près par ceux de S.W. à N.W., comme le montre le tableau 5 de la fréquence annuelle des vents, pour 1.000 observations, en 4 stations encadrant le Perche (d'après ANGOT, 1907).

TABLEAU 5. — *Fréquence des vents au voisinage du Perche.*

	S.W.-W.-N.W.	N.-N.E.-E.	S.E.-S.
Alençon.....	336	417	247
Le Mans.....	407	440	153
Chartres.....	395	413	192
Evreux.....	322	552	126

Il en est de même dans le bassin de Paris et dans le Maine, tandis que dans le Massif Armoricain les vents humides du secteur Ouest prennent la dominance.

5. CONCLUSIONS.

Le climat du Perche a les caractères du climat régional atlantique : luminosité et insolation réduites par l'humidité atmosphérique, faible amplitude thermique, pluviosité répartie sur toute l'année, humidité relative constamment élevée. Il est intermédiaire entre les climats sous-régionaux armoricain et parisien, plus proche du premier dans ses parties élevées, par sa pluviosité, plus proche du second dans son ensemble, par son régime thermique.

Le Perche ne présente pas d'unité climatique : la plateau du Nord et du Nord-Est se rattache à une zone centrée dans la région de Laigle particulièrement froide en hiver et pluvieuse, tandis que le Sud possède un climat plus doux et plus sec rappelant celui de la vallée du Loir où l'on cultive encore la vigne.

Le climat que nous venons d'étudier est le « *macroclimat* » (*climat régional* de de MARTONNE, *grossklima* de GEIGER et SCHMIDT) et le « *mésoclimat* » (*climat local* de de MARTONNE, *kleinklima* de GEIGER et SCHMIDT), ce dernier étant une modification du premier sous l'influence des grands accidents du relief, comme les collines et les vallées. Mais ce climat subit au voisinage du sol des modifications plus ou moins profondes, que l'on a appelées *microclimat*, dues à deux causes : 1° l'influence de la topographie et de la constitution du sol, que nous groupons sous la dénomination de facteurs physiographiques, et qui constitue un *physioclimat* lorsque ces facteurs sont prédominants (1); 2° l'influence de la végétation dont les modifications, plus ou moins accentuées, provoquent un *phytoci-*

(1) Le mot *physiographie* a été employé dans des sens un peu différents de celui-ci, mais nous l'utilisons ici, dans un sens d'ailleurs bien défini, à défaut d'expression plus adéquate.

mat lorsqu'elles prédominent sur les précédentes. L'emploi de ces deux termes nous a paru utile, car il correspond à deux phénomènes indépendants, comme nous en verrons de nombreux exemples au cours de cette étude.

D. LES SOLS DU PERCHE

Le « climat régional » et ses modifications en microclimats au voisinage du sol constituent à l'intérieur même de ce sol un climat particulier qui préside à son évolution. La température et surtout l'humidité sont les facteurs essentiels de ce « *climat du sol* ». L'excès des précipitations sur l'évaporation en surface provoque un mouvement descendant des eaux d'infiltration qui amène une émigration de certains constituants de la surface vers la profondeur ; cette éluviation est assez accentuée dans le territoire du Perche comme dans tout le Domaine atlantique pour permettre la formation de véritables podzols, même sur des substratums originellement riches. La partie française de ce Domaine est placée par AGAFONOFF (1933-35) dans sa « zone faiblement podzolique ».

CHAPITRE II

MÉTHODES DE RECHERCHES FLORISTICO-ÉCOLOGIQUES

A. TECHNIQUE D'ANALYSE FLORISTIQUE

La méthode d'analyse de la végétation que nous avons utilisée est la méthode floristique de l'école zuricho-montpelliéraine. Nous ne nous étendrons pas sur sa technique qui a été maintes fois exposée et discutée, au sujet de laquelle nous renvoyons aux manuels suivants : *Pflanzensoziologie* de BRAUN-BLANQUET (1928) et *Plant Sociology*, traduction anglaise du précédent (1932), *Eléments de Sociologie végétale* de PAVILLARD (1935), *Le milieu et la vie en commun des plantes* de M.-A. REYNAUD-BEAUVERIE (1936).

Nous donnons de chaque groupement des tableaux floristiques analytiques qui comportent les indications suivantes :

1° *Abondance et sociabilité*, indiquées selon l'échelle habituelle de 5 degrés ; lorsque le coefficient d'abondance est représenté par le signe +, indiquant que le nombre des individus de l'espèce est réduit à quelques unités occupant une surface restreinte, nous n'ajoutons pas de coefficient de sociabilité qui est dans ce cas impossible à apprécier.

2° *Stratification*, indiquée pour chaque espèce dans les relevés d'associations silvatiques par une numérotation en chiffres romains :

- I : strate muscinale.
- II : — herbacée et suffrutescente (< 1 m.)
- III : — arbustive (1-3 m.).
- IV : — arborescente inférieure (3-6 m.).
- V : — arborescente supérieure (> 6 m.).

Dans certains cas, la strate II a été subdivisée en y distinguant une strate II' de végétation basse ne dépassant pas 10 cm. Lorsqu'une espèce participe à plusieurs strates, son abondance et sa sociabilité sont évaluées séparément dans chacune d'entre elles.

3^o *Vitalité* : dans les associations silvatiques et de landes, la stérilité d'une espèce de la strate herbacée-suffrutescente dans un individu d'association a été indiquée en mettant entre parenthèses ses coefficients d'abondance et de sociabilité dans cet individu.

4^o *Formes biologiques* : elles ont été établies selon le système de RAUNKIAER, avec les abréviations suivantes : P = phanérophytes, Nph = nanophanérophytes, Ch = chamaephytes, H = hémicryptophytes, Gt = géophytes à tubercule, Gb = géoph. à bulbe, Grh = géoph. à rhizôme, Gp = géoph. parasites, T = thérophytes.

5^o *Caractéristiques d'association* : celles que nous avons observées dans le Perche sont toutes indiquées dans nos tableaux floristiques, même lorsqu'elles ne sont pas représentées dans les relevés figurés dans ces tableaux. Par contre les caractéristiques présentes dans des relevés complémentaires pris hors du Perche et manquant à ce territoire figurent entre parenthèses dans la liste des caractéristiques.

6^o *Caractéristiques d'alliance* : nous faisons figurer sous cette rubrique les espèces qui caractérisent dans le Nord-Ouest de la France un ensemble de plusieurs associations. Les phytosociologues systématiciens reconnaîtront parmi ces espèces des caractéristiques d'ordres et de classes ; nous nous excusons de ne pas les suivre dans une hiérarchisation d'un établissement bien délicat. Il se trouve aussi parmi nos caractéristiques d'association des espèces qui sont dans d'autres territoires caractéristiques d'unités supérieures ; une espèce peut en effet être caractéristique d'un groupe d'associations dans le Domaine médio-européen et ne caractériser qu'une association dans le Domaine atlantique. Enfin, certaines caractéristiques d'alliance, comme *Bromus erectus*, *Asperula odorata*, etc., sont plus particulièrement abondantes et vigoureuses dans une ou deux associations de cette alliance ; ce sont alors des « caractéristiques différentielles » de ces associations et nous les y faisons figurer avec leurs caractéristiques.

Outre les subdivisions en sous-associations et facies, nous distinguons dans certaines associations des *variétés*, caractérisées par

la présence d'un ensemble d'espèces compagnes particulières due : 1° à des différences d'origine et de localisation topographique (ex : *Molinietum* sur tourbe acide et *Molinietum* des clairières d'associations silvatiques); 2° à des différences écologiques (ex. : *Helodeto-Sphagnetum* émergé et submergé).

B. TECHNIQUE ÉCOLOGIQUE

Les recherches synécologiques devant être effectuées en plein air, au sein même des groupements végétaux, les appareils utilisés doivent être robustes et peu encombrants. De grands progrès techniques ont été réalisés à ce sujet au cours des dernières années.

1. FACTEURS MICROCLIMATIQUES

1. INTENSITÉ LUMINEUSE.

De nombreux appareils de mesure des intensités lumineuses ont été décrits; pyrohéliomètres, photomètres d'acuité, photomètres à papier sensible (posemètres), posophotomètre à lampe, cellules photoélectriques, etc. On trouvera des exposés critiques de ces diverses méthodes dans des publications de BRAID (1923), KLUGH (1927), LUNDEGARDH (1931), QUANTIN (1935), SALISBURY (1933).

Nous avons utilisé dans nos recherches la méthode photographique de WIESNER, malgré les inconvénients qu'elle présente. Des mesures d'une grande précision ne sont nullement indispensables en synécologie, l'éclairement variant sensiblement selon les moments et d'un endroit à l'autre au sein d'un même individu d'association; l'approximation de nos mesures s'est d'ailleurs révélée suffisante pour l'établissement des caractères des climats lumineux des différents groupements végétaux. La luminosité dans ces groupements a été exprimée en « intensité lumineuse relative » (*lichtgenuss* de WIESNER), c'est-à-dire en pourcentage de la luminosité à l'air libre au même moment.

Les précautions suivantes ont été prises dans l'établissement de nos mesures :

1° Par temps ensoleillé, la fenêtre où est exposé le papier sensible a été protégée de la radiation solaire directe par un écran légèrement plus grand disposé à 10 cm. au-dessus, le posemètre étant

maintenu horizontal. Nous avons mesuré ainsi la lumière diffusée par l'atmosphère.

2° L'intensité lumineuse variant notablement d'un moment à l'autre par temps nuageux, nous avons pris nos mesures par temps d'intervalle clair ou peu nuageux, ou en zone de liaison avec stratus ou brouillard uniforme ; de plus, nos mesures dans les sous-bois ont été encadrées par deux mesures en découvert dont nous avons pris la moyenne.

2. TEMPÉRATURE DE L'AIR.

Malgré son apparente simplicité, la mesure de ce facteur présente des causes d'erreur multiples, comme l'ont montré dans ces dernières années les météorologistes KERANEN (1920), BRAZIER et EBLÉ (1934), CARTON (1935), etc. Outre les constantes physiques, le ternissement du réservoir, la pluie, le brouillard et la rosée, la cause d'erreur principale est due au rayonnement. Par ciel pur, l'échauffement diurne d'un réservoir nu peut être considérable et son refroidissement nocturne lui-même trop accentué de 2 à 3°, comme l'ont montré BRAZIER et EBLÉ (1934) pour les maxima, SZYMKIEWICZ (1933) et CARTON (1935) pour les minima. Nous avons abrité en grande partie nos thermomètres du rayonnement en les surmontant à 6 cm. d'un écran circulaire de 12 cm. de diamètre.

3. TEMPÉRATURE DU SOL.

Pour mesurer la température des sols, les météorologistes utilisent des thermomètres-plantoirs. Nous nous sommes contenté de thermomètres ordinaires enfoncés directement lorsque le substratum était facilement pénétrable (litière, humus), ou après une perforation à l'aide d'une tige de diamètre égal à celui du réservoir pour les sols minéraux. Nous avons pu également observer des températures extrêmes au voisinage de la surface en faisant pénétrer obliquement des thermomètres à maxima et à minima.

4. HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE ET ÉVAPORATION.

Les mesures de l'humidité atmosphérique ont été faites au moyen du psychromètre à deux thermomètres et tube à eau montés sur guérite en tôle émaillée. Nos lectures ont été faites, avec les précautions d'usage, lorsque la température était constante aux deux thermomètres. Disposant de plusieurs psychromètres, il nous a été possible de faire simultanément des mesures dans divers groupe-

ments et à des niveaux différents. Les températures lues aux deux thermomètres nous permettent de calculer :

1° la *tension de la vapeur d'eau* du moment, f ;

2° l'*humidité relative* ou *état hygrométrique* : $E = \frac{f}{F} 100$, F étant la tension maximum de la vapeur d'eau sous les conditions de température et de pression du moment.

3° le *déficit de saturation* (ou facteur d'évaporation, indice d'évaporation) : $D = F - f$ (en mm. de mercure).

L'humidité relative n'a que peu d'intérêt en écologie, car elle peut être identique malgré des déficits de saturation différents (voir BOLAS, 1926); ces derniers au contraire rendent beaucoup mieux compte de l'état de sécheresse de l'atmosphère et de son pouvoir évaporant, comme l'a fait remarquer BRAUN-BLANQUET (1932).

Les mesures psychrométriques ne faisant pas intervenir l'influence importante du vent, dans la transpiration des plantes, nous les avons complétées par des mesures d'évaporation au moyen de l'*évaporimètre Piche*. Cet appareil ayant déjà été utilisé et décrit par les écologistes européens, nous ne le décrivons pas à nouveau ici. Disposant de 4 appareils, nous avons pu faire des mesures simultanées d'une durée habituelle de 24 heures dans différentes stations. Une précaution importante à prendre est de maintenir la partie supérieure vide de l'éprouvette à l'abri de la radiation solaire directe au moyen d'un écran; de même, en période pluvieuse, nous avons protégé l'ensemble de l'appareil de la pluie, car les changements brusques de température provoquent une évaporation de l'eau dans l'éprouvette ou une condensation sur ses parois amenant une cause d'erreur très appréciable.

La transpiration des plantes n'est pas identique ni même proportionnelle à l'évaporation de l'eau de l'appareil, mais cette dernière donne une mesure précise du pouvoir évaporant de l'atmosphère dans différents habitats.

5. PÉRIODICITÉ DES PHÉNOMÈNES MICROCLIMATIQUES.

Les écologistes, étudiant un facteur microclimatique, donnent le plus souvent des séries continues et plus ou moins longues de mesures. Les moyennes établies suivant ces mesures peuvent donner une idée fausse de la réalité si le climat est demeuré uniforme pen-

dant le temps qu'elles ont duré (1). De même, l'étude des variations journalières d'un facteur n'est complète que si elle a été faite par tous les types de temps et dans leurs diverses phases, car la marche de celui-ci peut différer sensiblement selon ces types. On distingue des types de temps anticycloniques, avec phases d'intervalles nuageux et d'intervalles clairs, et des types cycloniques, avec passages de systèmes nuageux (front, corps, marges, traîne) et de zones de liaison. La marche des facteurs climatiques, insolation, vents, variations thermiques et hygrométriques, pluviosité, se reproduisant de façon comparable lorsqu'une même phase se présente, leur étude au cours d'une longue période climatiquement uniforme est moins fructueuse qu'une étude portant sur plusieurs périodes très courtes comprises dans plusieurs phases. Nous donnons au cours de cette étude des exemples des variations microclimatiques dans certains groupements pendant des phases de temps différentes.

2. FACTEURS ÉDAPHIQUES

1. TEXTURE DU SOL : ANALYSE MÉCANIQUE.

Nous avons utilisé la méthode d'analyse mécanique *par sédimentation* en expérimentant sur 20 gr. de terre fine séchée à l'air et passée préalablement aux tamis de 20 et 2 mm. pour isoler le gros gravier et le gravier fin, puis bouillie pendant une heure environ pour fractionner les agrégats terreux. Lorsque la teneur en humus dépassait 5%, nous l'avons détruit par addition à chaud d'eau oxygénée à 6% en quantité minimum de 50 cc. Pour plus de rapidité, nous avons parfois déterminé le limon et l'argile globalement. Mais l'argile ayant un rôle particulièrement important par suite de sa nature colloïdale, nous avons dû souvent doser celle-ci; il nous a alors fallu éliminer le calcaire lorsqu'il était présent (car il coagule l'argile) en ajoutant 250 cc. de $\text{HCl} \frac{\text{N}}{5}$ pendant une heure et en agitant fréquemment; puis, après filtrage et lavage à l'eau distillée, nous avons fait passer l'échantillon dans une solution de NaOH

(1) Certains écologistes en particulier recherchent les temps d'intervalle clair, qui en certaines périodes sont une exception, pour faire leurs mesures.

pendant 2 heures ; la suspension était alors transvasée dans l'éprouvette à sédimentation (1).

Les éléments du sol ont été classés suivant l'échelle internationale d'ATTERBERG (1912) (2) :

gros gravier : >20 mm. de diamètre	sable fin : 0,2-0,02 mm.
gravier fin : 20-2 mm.	limon : 0,02-0,002 mm.
sable grossier : 2-0,2 mm.	argile : <0,002 mm.

Dans nos analyses mécaniques, nous donnons la proportion de sable, limon et argile en pourcentage de terre fine (< 2 mm.).

2. TENEUR EN CARBONATES.

Les dosages ont été effectués, avec un calcimètre du type Bernard, sur des échantillons de terre fine bien homogénéisée. Pour chaque échantillon, plusieurs dosages ont été faits, dont nous avons pris la moyenne, l'amplitude des variations étant d'ailleurs très minime. Nous avons pu doser jusqu'à une teneur minimum de 0,6%.

3. TENEUR EN HUMUS.

Il existe des méthodes de dosage du carbone organique très précises mais délicates et peu utilisées. Pour nos recherches, la méthode habituelle par calcination s'est montrée très suffisante. On chauffe au rouge sombre un poids donné de terre fine séchée à 100-105°. La perte de poids subie correspond à la somme de la matière organique détruite, de la décomposition des carbonates et de la déshydratation de l'argile ; nous avons négligé cette dernière cause d'erreur ; quant à la quantité de CO₂ dégagé par décomposition des carbonates, nous l'avons défalquée après dosage de ceux-ci.

4. CONCENTRATION EN IONS H : LE pH.

Nous avons utilisé pour nos mesures de pH la méthode colorimétrique avec le nécessaire Bruère (Rhône-Poulenc) pour les milieux de pH supérieur à 6,2 et le Folienkolorimeter de Wulff pour les milieux de pH inférieur à 6,6. Ces appareils nous ont permis une évaluation à 0,1 près, toujours suffisante pour des recherches écologiques.

(1) On trouvera des renseignements complémentaires dans SIEGRIST (1931) et DEMOLON et LEROUX (1933).

(2) Pour la comparaison avec différentes échelles, en particulier celle de l'United States Bureau of Soils, voir RUSSELL, t. XXVIII, p. 130.

Pour la mesure de la réaction des milieux solides, nous nous sommes conformé aux règles proposées par l'*Association internationale de la Science du sol* lors de sa session de Groningue (1926).

1° les échantillons ont été séchés à l'air pendant 24 heures au maximum, la terre ayant été préalablement passée au tamis de 2 mm. ;

2° nous avons utilisé de l'eau distillée bouillie et avons évité la dissolution du CO_2 de l'air en bouchant les tubes de macération ;

3° la proportion de l'eau à la matière solide était de 1,5 à 2,5 ; il a été établi que les résultats ne varient pas pour une proportion de 1 à 3 (OLSEN, 1927, etc.) ;

4° la durée de macération a été de 18 à 24 heures ;

5° nous avons mesuré le pH du liquide décanté et non filtré. Pour les suspensions colorées, le bloc comparateur de Walpole a été utilisé.

5. CONTENU EN EAU.

30 à 60 gr. de la terre à étudier ont été prélevés dans un flacon bien fermé et séchés aussitôt que possible dans la même journée à 100-110°, jusqu'à ce que son poids devienne constant. La teneur en eau a été évaluée en pourcentage de *poids sec*. Celle-ci peut varier notablement en des points très voisins d'un même individu d'association, aussi avons-nous toujours pris la moyenne de 3 ou 4 échantillons prélevés en des points différents. Mais si on fait le rapport eau humus de l'échantillon, que CRUMP (1913) a appelé *coefficient d'humidité* (1), on obtient des quotients très réguliers.

6. ESPACES PORIFÈRES, CAPACITÉ EN EAU ET EN AIR, TENEUR EN AIR.

Ces différentes mesures se font simultanément par la méthode de SIEGRIST (1931), inspirée de celles de RAMANN, KOPECKI et BURGER, à laquelle nous renvoyons. Nous avons utilisé des cylindres ayant un volume de 250 cc., avec une hauteur de 77 mm. et un diamètre intérieur de 65 mm., prenant la moyenne de 4 prélèvements par individu d'association. Le prélèvement des cylindres de terre demande des précautions spéciales, le sol devant conserver sa

(1) CRUMP a établi ses coefficients avec des échantillons séchés à l'air libre à 15° environ ; mais il reste toujours ainsi une certaine quantité d'eau (eau d'hygroscopicité) que chasse le desséchement à plus de 100°.

structure intégrale. Outre les pierres et les racines un peu grosses, il faut éviter, dans les associations silvatiques, les galeries de mulots, parfois fort nombreuses.

Par *capacité en eau*, nous entendons « la quantité d'eau qu'un sol peut retenir malgré la gravitation » ; on estime qu'au bout de deux heures l'eau de gravitation s'est écoulée. Le contenu en air du sol à ce moment correspond à sa *capacité en air*.

CHAPITRE III

LES PELOUSES XÉROPHILES

Les pelouses xérophiles ont une physionomie assez diverse, allant de celle de pelouses basses et discontinues à celle de pelouses denses ; mais dans ce dernier cas leur aspect diffère de celui des prairies mésophiles par une hauteur moindre de la strate herbacée, où la dominance appartient nettement à une seule Graminée.

De fortes différences dans la composition floristique et les caractères édaphiques nous amènent à distinguer deux groupes de pelouses xérophiles :

1° les pelouses xérophiles sableuses et acides constituant l'alliance du *Corynephorion canescentis*, comprenant le *Corynephorretum occidentale* et l'*Artemisietum campestris* ;

2° les pelouses xérophiles calcaires neutro-alkalines de l'alliance du *Bromion erecti*, comprenant 4 associations : le *Brachypodietum Festucetum duriusculae*, le *Xerobrometum erecti*, le *Mesobrometum erecti* et l'association à *Chlora perfoliata* et *Carex glauca*.

I. LES PELOUSES XÉROPHILES SABLEUSES

(*Corynephorion canescentis*)

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. CORYNEPHORETUM OCCIDENTALE

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

L'association à *Corynephorus canescens*, localisée sur les sables siliceux très acides, est richement développée dans notre territoire

TABLEAU 6. CORYNEPHORETUM OCCIDENTALE.

1,9 : le Mont Ligson à Carbon ; 2,8 : Montlondon, au-dessus des étangs du Bouillon ; 3 : la Barbinière à Longny ; 4,6,7 : butte de Montlivel à Longny ; 10 : butte de Croizilles à Nogent-le-Rotrou ; 11 : Boissy-Maugis ; 5 : le Mage, bordure du bois de Villedieu ; 12 : le Mage, bordure du bois de Feillet.
Basse-Normandie : 13, forêt d'Ecouves, rochers au-dessus des étangs de Fontenay-les-Louvets ; 14 : Harcourt, rochers de la vallée de l'Orne ; 15 : le Roule à Cherbourg.

	CARACTÉRISTIQUES :																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15			
Exposition :	S	S	.	SSW	.	NW	SE	SE	S	S	W	S	SSE	S	.			
Pente :	30°	10°	.	15°	.	10°	10°	20°	10°	5°	10°	10°	15°	20°	.			
Substr. géologique :	c ⁵	c ⁵	c ⁵	c ⁵	c ⁵	c ⁵	c ⁵	c ⁵	c ⁵	c ⁵	c ⁵	M	S ¹	X	S ¹			
Surface couverte (en 1/10) :	5	6	8	8	10	10	9	6	7	8	9	5	8	4	7			
Surface du relevé :	25	50	50	50	50	50	50	100	50	50	25	30	100	25	16			
CARACTÉRISTIQUES :																		
T	<i>Aira praecox</i>	2	1	2	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	.	1	2	
	<i>Aira Caryophylla</i>	1	1	.	1	1	+	2	2	1	1	1	1	1	.	.	.	
	<i>Filago minima</i>	1	1	1	2	1	1	+	1	2	1	1	1	1	+	.	.	
	<i>Ornithopus perpusillus</i>	1	1	2	1	+	.	1	1	.	1	2	1	2	+	1	2	2
	<i>Teesdalia nudicaulis</i>	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	.	1	1	.
	<i>Vulpia scituroides</i>	+	.	.	.	.	3	2	4	2	4	3	.	1	2	2	2	3
H	<i>Jasione montana</i>	+	.	1	1	+	.	+	.	+	.	2	2	2	.	1	1	+
	<i>Plantago coronopus</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Potentilla argentea</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Ch	<i>Sedum reflexum</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1	3	.	.	2	3	.
T	<i>Moenchia erecta</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Spergula pentandra</i>	2	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Tillaea muscosa</i>	.	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Vulpia myuros</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Vicia lathyroides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Trifolium striatum</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
M	<i>Brachythecium albicans</i>	1	2	.	2	2	.	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.
L	<i>Cetraria aculeata</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ch	<i>Sedum Forsterianum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
H	(<i>Lepidium heterophyllum</i>)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
T	(<i>Spergula vernalis</i>)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
	(<i>Nardurus Lachenalii</i>)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2
	(<i>Helianthemum guttatum</i>)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1

TABLEAU 6 (suite)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Exposition :	S	S	SSW	SSW	NW	SE	SE	SE	S	S	W	S	S	S	
Pente :	30°	10°	15°	10°	10°	20°	10°	20°	10°	5°	10°	10°	15°	20°	
Substr. géologique :	C ^S	C ^S	C ^S	C ^S	C ^S	C ^S	C ^S	C ^S	C ^S	C ^S	C ^S	M	S ¹	X	S ¹
Surface couverte (en 1/10) :	5	6	2	8	10	10	9	6	7	8	9	5	8	4	7
Surface du relevé :	25	50	50	50	50	50	50	100	50	50	25	30	100	25	16
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
H						1 2 +									
<i>Viola canina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Digitatis purpurea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>Plantago lanceolata</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>Holcus lanatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1 2	1 2	+	.	.	.	.
Nph															
<i>Erica cinerea</i>	+	1 3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ch															
<i>Galium hercynicum</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1 1	.	.
<i>Veronica officinalis</i>	.	+	.	.	.	1 2	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Grh															
<i>Ranunculus bulbosus</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
T															
<i>Medicago minima</i>	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1 1	.	.	.	.
<i>Herniaria hirsuta</i>	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Crepis virens</i>	+	.	1 1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ajuga reptans</i>	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Anagallis arvensis</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Poa annua</i>	2 1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	.	.	.	.	.	.	1 2	.	.	.	.	.	+	.
<i>Dicranum scoparium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1 2	2 2	.	.	.	.	.
<i>Stereodon cupressiforme</i>	.	.	1 3 3 3	.	.	.	2 3	.	.	.	.	.	.	.	.
L															
<i>Cladonia furcata</i>	.	.	.	.	.	.	2 3	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Cladonia rangiformis</i>	2 3	.	.	.	.	1 3 1 3	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Quercus robur</i> (= <i>pedunculata</i>)	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
P															
<i>Ulex europaeus</i>	.	1 3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1 3
Nph															

Observés une fois : P *Betula verrucosa* (3) ; H *Reseda luteola* (4) ; Potentilla erecta (12), *Fragaria vesca* (6), *Poterium dictyocarpum* (6), *Saxifraga granulata* (10), *Achillea millefolium* (12), *Solidago Virga-aurea* (9), *Erythraea Centaureum* (6), *Silene nutans* (14), *Calantha Achnos* (8), *Cynoglossum officinale* (4), *Dianthus barbatus* (12), *Deschampsia flexuosa* (3) ; Grh *Convolvulus arvensis* (1), *Carex praecox* (12), *Poa trivialis* (11) ; Gb *Muscari comosum* (5) ; T *Cerastium triviale* (10), *Spergula arvensis* (13), *Geranium pusillum* (1), *Bromus mollis* (11) ; M *Fumaria hygrometrica* (11) ; L *Pelliterra canina* (11), *Cladonia pyxidata* (8) ; A *Nostoc commune* (6).

sur les sables du Perche, où elle se voit aussi, mais très rarement et sous une forme appauvrie, sur les sables à silex ou argile à silex remaniée (rel. 12 du tableau 6). Elle occupe les îlots de sable nu et inculte toujours restreints conservés çà et là parmi les cultures, les landes ou la chênaie, ou s'établit à l'état fragmentaire sur les bords des sentiers.

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Les seules exclusives de l'association dans le Perche sont *Vicia lathyroides* et *Sedum elegans*, toutes deux très rares ; les autres caractéristiques se retrouvent dans l'association voisine de l'*Artemisietum* et surtout dans les moissons siliceuses ; *Tillaea muscosa* et *Moenchia erecta* ont été rencontrés dans le *Cicendietum* des sentiers siliceux humides.

Les accessoires sont en majorité des espèces émigrées des associations voisines, particulièrement des messicoles, parfois aussi répandues dans les pelouses que dans les moissons siliceuses (*Trifolium arvense*, *Herniaria hirsuta*, *Hypochaeris glabra*, *Mibora minima*, *Aira caryophyllea*).

3. STRATIFICATION ET FACIES.

Les deux strates cryptogamique et herbacée, de développement très variable, couvrent en moyenne ensemble les 7/10 du sol ; celui-ci peut cependant être entièrement colonisé par des facies herbacés à *Vulpia*, *Agrostis*, *Anthoxanthum*, ou muscinaux. Le caractère habituellement discontinu de la végétation du *Corynephorretum*, ainsi qu'une certaine variété dans son écologie et ses origines, se traduisent par un ensemble floristique peu homogène, où les constantes sont en très faible proportion.

4. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

Le *Corynephorretum occidentale* renferme dans le Perche 11 espèces atlantiques (dont 4 caractéristiques), soit 14% de l'ensemble, et 6 sub-méditerranéennes (dont 5 caractéristiques), soit 6,6%. C'est une association d'aire atlantique à affinités méridionales ; au Nord et à l'Est du Secteur armorico-aquitainien, elle est remplacée par un groupement de caractère occidental très affaibli (*Weintgaernerietum* de TÜXEN, 1928). Le *Corynephorretum occidentale* est très répandu dans le Secteur armorico-aquitainien où il a été souvent analysé ; à l'ouest du Perche, il s'enrichit encore d'espèces atlantiques et subméditerranéennes.

2. ARTEMISIETUM CAMPESTRIS

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Association des sols sableux renfermant des éléments calcaires, l'*Artemisietum* a dans le Perche une localisation topographique différente de celle du *Corynephorum*. Il se voit exclusivement sur les sables de Lamnay, intercalés dans la série crayeuse du Cénomani du sud du Perche. Il se constitue dans les vides laissés par la culture ou par les bois, parfois sur l'emplacement d'anciennes carrières ou sur les talus bordant les chemins.

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Le tableau 7 montre que la végétation de cette association se distingue nettement de la précédente :

1° par la présence de caractéristiques propres, souvent abondantes sinon exclusives ;

2° par la présence parmi les accessoires de calcicoles qui se retrouvent dans les associations du *Bromion erecti* ; floristiquement elle est intermédiaire entre cette alliance (*Xerobrometum* en particulier) et le *Corynephorum* (1).

Comme dans l'association précédente, quelques messicoles pénètrent dans celle-ci (*Chondrilla juncea*, *Mibora minima*, *Muscari comosum*, *Allium vineale*, *Ajuga Chamaepitys*, *Verbascum*).

3. STRATIFICATION ET FACIES.

Les strates muscinale et herbacée ne couvrent ensemble que 7/10 du sol en moyenne ; malgré cette discontinuité, la végétation demeure homogène, contrairement à celle de l'association précédente, par suite d'un milieu d'origine et d'écologie plus uniformes. On peut cependant y distinguer plusieurs facies selon l'espèce dominante : facies des touffes basses et cendrées de *Corynephorus*, facies des touffes plus élevées de *Koeleria gracilis* (phot. 1, pl. XVII), facies buissonnant argenté de l'*Artemisia campestris*.

4. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

Contrairement à l'association précédente, celle-ci n'a pas de caractère atlantique. Le contingent subméditerranéen est au con-

(1) Elle est affine avec les associations des dunes littorales à éléments calcaires, comme le *Phleto-Tortuletum* de la mer du Nord qui constituerait, selon de LEEUW (communic. écrite), une alliance particulière, le *Koelerion albescentis*, dans lequel notre association pourrait entrer.

TABLEAU 7. *Artemisietum campestris*.

1 : flanc nord de la butte de Montmirail ; 2, 3 : flanc ouest de la butte Saint-Fiacre à Courgenard ; 4 : route de Montmirail à Lamnay, à Iverny ; 5, 6 : butte de la Borde à Saint-Ulphace.

		1	2	3	4	5	6
	Exposition :	plat	S	S	S	S	.
	Pente :	—	40°	10°	40°	30°	.
	Substr. géologique :	c ₄ s	c ₄ s	c ₄ s	c ₄ s	c ₄ s	c ₄ s
	Recouvrement (en 1/10) :	8	4	9	6	5	9
	Surface (en mq.) :	50	50	50	25	100	50
CARACTÉRISTIQUES :							
T	<i>Dianthus prolifer</i>	1 1	2 1	2 1	+	1 1	1 1
Ch	<i>Artemisia campestris</i>	4 3	3 2	3 2	1 1	.	+
T	<i>Silene conica</i>	.	2 1	+	2 1	.	+
Ch	<i>Alyssum calycinum</i>	.	.	.	2 1	1 1	1 1
H	<i>Koeleria cristata</i> ssp. <i>gracilis</i>	2 3	.	.	3 3	4 3	.
	<i>Phleum Boehmeri</i>	.	.	.	.	+	.
M	<i>Tortula ruraliformis</i>	1 3	2 3	.	3 3	1 3	2 3
CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :							
Ch	<i>Thymus Chamaedrys</i>	2 3	+	.	1 2	+	+
T	<i>Arabidopsis Thaliana</i>	1 1	1 1	+	2 1	+	.
	<i>Cerastium semidecandrum</i>	1 1	2 1	.	+	1 1	.
	<i>Trifolium arvense</i> v. <i>lagopinum</i>	.	+	1 1	.	+	.
H	<i>Corynephorus canescens</i>	.	.	.	.	+	3 2
Grh	<i>Cynodon Dactylon</i>	.	.	.	1 3	.	+
M	<i>Rhacomitrium canescens</i>	.	.	.	.	+	1 3
H	<i>Armeria plantaginea</i>	.	+	.	.	.	.
COMPAGNES PRINCIPALES :							
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1 1	2 1	1 1	1 1	2 1	2 1
	<i>Erophila verna</i>	1 1	1 1	2 1	+	+	1 1
	<i>Valerianella olitoria</i>	2 1	1 1	1 1	1 1	+	1 1
H	<i>Knautia arvensis</i>	1 1	1 1	1 2	.	1 1	1 1
Grh	<i>Ranunculus bulbosus</i>	2 2	.	+	1 2	+	+
T	<i>Saxifraga tridactylites</i>	2 1	+	2 1	+	.	1 1
L	<i>Peltigera canina</i>	+	+	+	.	+	1 2
P	<i>Sarothamnus scoparius</i>	+	.	+	+	.	1 2
Grh	<i>Poa pratensis</i>	+	.	1 2	1 1	1 1	.
Gb	<i>Muscari comosum</i>	.	.	+	+	+	+
T	<i>Myosotis hispida</i>	2 1	.	1 1	.	+	2 2
	<i>Veronica arvensis</i>	.	1 1	.	+	+	1 1
	<i>Alsine tenuifolia</i>	+	+	.	+	+	.
Ch	<i>Sedum acre</i>	.	.	.	2 2	2 3	2 3
	<i>Asperula cynanchica</i>	+	.	.	.	+	+

TABLEAU 7 (suite)

		1	2	3	4	5	6
	Exposition :	plat	S	S	S	S	.
	Pente :	—	40°	10°	40°	30°	.
	Substr. géologique :	c ₄ s	c ₄ s	c ₄ s	c ₄ s	c ₄ s	c ₄ s
	Recouvrement (en 1/10) :	8	4	9	6	5	9
	Surface (en mq) :	50	50	50	25	100	50
Ch	<i>Hieracium Pilosella</i>	.	1 3	2 2	.	.	1 3
H	<i>Hypericum perforatum</i>	.	.	+	.	1 1	—
	<i>Dactylis glomerata</i>	1 2	.	+	.	.	+
	<i>Bromus erectus</i>	2 2	1 2	3 2	.	.	.
	<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	.	.	.	1 2	2 2
	<i>Lycopsis arvensis</i>	1 2	.	.	.	1 1	1 1
T	<i>Vicia angustifolia</i>	+	1 1	1 1	.	.	.
	<i>Alchemilla arvensis</i>	.	+	+	.	+	.
	<i>Bromus tectorum</i>	.	.	.	.	—	1 3
M	<i>Stereodon cupressiforme</i>	.	.	3 3	.	2 3	+
L	<i>Cladonia rangiformis</i>	.	.	1 3	+	1 2	.
P	<i>Ulmus campestris</i>	.	.	1 2	.	1 2	.
Ch	<i>Ononis procurrens</i>	.	+	.	.	1 2	.
	<i>Ononis spinosa</i>	1 2	.	.	1 3	.	.
	<i>Potentilla reptans</i>	.	.	.	.	+	+
H	<i>Saxifraga granulata</i>	1 1	.	.	+	.	.
	<i>Eryngium campestre</i>	1 1	.	.	1 1	.	.
	<i>Erigeron acre</i>	.	+	+	.	.	.
	<i>Calamintha Acinos</i>	+	.	+	.	.	.
	<i>Plantago lanceolata</i>	.	—	.	.	+	.
	<i>Melandryum album</i>	1 1	.	+	.	.	.
Gt	<i>Ophrys aranifera</i>	+	.	1 1	.	.	.
T	<i>Papaver dubium</i>	.	1 1	.	1 1	.	.
	<i>Cerastium brachypetalum</i>	2 2	.	.	.	.	1 1
	<i>Erodium cicutarium</i>	.	.	.	.	1 1	1 1
	<i>Geranium pusillum</i>	.	.	+	+	.	.
	<i>Medicago minima</i>	.	1 2	.	+	.	.
M	<i>Scleropodium purum</i>	+	.	.	1 2	.	.

Observés une fois : P *Prunus spinosa* (3), *Rosa* sp. (3), *Clematis Vitalba* (2); Ch *Sedum Telephium* ssp. *purpureum* (4); H *Anthyllis Vulneraria* ssp. *vulgaris* (2), *Pimpinella Saxifraga* (1), *Achillea millefolium* (1), *Chondrilla juncea* (4), *Veronica Teucrium* (6), *Verbascum Lychnitis* (5), *Rumex acetosella* (2), *Phleum pratense* (1), *Galium verum* (4); Gb *Allium vineale* (5); T *Papaver Argemone* (4), *Trifolium procumbens* (2), *Centaurea cyanus* (4), *Mibora minima* (5); M *Thuydium abietinum* (1).

traire important : 7 espèces, dont 4 caractéristiques. C'est dans cette association que l'élément subsarmatique est le plus richement représenté : 4 espèces (*Artemisia campestris*, *Veronica Teucrium*, *Phleum Boehmeri*, *Koeleria gracilis*), dont 3 caractéristiques, deux d'entre elles étant abondantes. L'*Artemisietum* du Perche a donc des affinités méridionales et orientales qui vont s'accroissant vers ces deux directions. Ainsi l'on doit en rapprocher les pelouses à *Phleum Boehmeri* du Vexin (ALLORGE, 1922), un relevé provenant des alluvions anciennes de la Loire à Bourbon-Lancy (ALLORGE et GAUME, 1931), des relevés des sables tertiaires de l'Aisne (JOUANNE, 1925) et les « pelouses sableuses à *Silene Otites* et *Veronica spicata* » de la forêt de Fontainebleau (GAUME, 1936), où les éléments subsarmatique et subméditerranéen s'enrichissent rapidement. L'*Artemisietum* percheron se présente comme une variante appauvrie de ce groupement.

B. SYNÉCOLOGIE

DES PELOUSES XÉROPHILES SABLEUSES.

1. CARACTÈRES MICROCLIMATIQUES

La végétation basse et généralement discontinue des pelouses xérophiles sableuses imprime à celles-ci leur microclimat particulier.

1. LUMINOSITÉ.

Celle-ci varie avec l'exposition et la pente, les pentes sud très inclinées subissant le rayonnement solaire le moins oblique. La végétation est alors soumise à un éclaircissement intense, pouvant même s'augmenter dans une proportion notable par réflexion sur le sol lorsque celui-ci est nu et de teinte claire.

2. TEMPÉRATURE DU SOL.

Bien qu'étant en réalité un des caractères physiques du sol, la température de celui-ci est sous l'influence directe des conditions météorologiques ; aussi l'étudions-nous avec le microclimat.

La température du sol au voisinage de la surface est sujette à de fortes variations ; en jour, l'absorption de l'énergie calorifique des radiations solaires étant supérieure aux pertes dues au rayonnement, il se produit un gain de chaleur, alors que le phénomène inverse a lieu la nuit. Les variations quantitatives sont provoquées dans le

temps par des conditions météorologiques (vent, insolation en particulier) et dans l'espace par des conditions édaphiques, topographiques et de végétation.

a) *Influence des conditions atmosphériques* : il est depuis longtemps reconnu que les sols sableux secs s'échauffent rapidement lorsqu'ils sont exposés au soleil : un maximum de 54° a été observé à 1 cm. de profondeur. Une certaine proportion d'eau, dont la chaleur spécifique est bien supérieure à celle du sol, entrave notablement son échauffement (comparer colonnes 2 et 3 du tabl. 8). Mais le sol très perméable des pelouses sableuses se desséchant rapidement, ce facteur ne joue qu'un rôle accessoire et éphémère.

b) *Influence de l'exposition* : celle-ci joue un rôle important en période d'insolation, les cas extrêmes étant présentés par les expositions Nord et Sud. Le tableau 8 en donne des exemples.

TABLEAU 8. Température de l'air et du sol du *Corynephorum*.

1. 16-IV-35, 8 h. 30 : SW., 30°. Sable nu détrempe, ombragé.
2. — — : NE., 38°. Sable nu détrempe, au soleil.
3. 10-VI-35. 10.18 : S., 25°. Sable nu au soleil.
4. — — : N., 30°. Sable nu à l'ombre.
5. 10-VI-35, 7.40 : W., 10°. Pelouse continue ombragée.
6. — 12.00 : W., 10°. Pelouse continue au soleil.
7. 30-V-35, 13.35 : S., 10°. Sable nu très sec, au soleil.
8. — — : S., 10°. Sous une touffe de *Corynephorus*.

	1	2	3	4	5	6	7	8
100 cm.	9°2	9°2	22°4	20°0	20°1	25°2	29°1	29°1
5 cm.	10°2	11°4	25°5	19°2	20°4	26°9	34°2	34°2
—1 cm.	11°2	11°2	42°0	17°4	19°8	23°6	54°0	38°5
—5 cm.			29°5	16°1			43°0	35°7

c) *Influence de la végétation* : la couverture végétale joue contre les variations thermiques du sol un rôle protecteur proportionnel à sa densité. Les mesures du tableau 8 en donnent des exemples. Elle agit également contre le refroidissement nocturne : ainsi, la nuit du 9/10.VI.35, le sol de la station découverte 3 du tableau 8 a subi un minimum de 12°,6 à 1 cm. de profondeur et celui de la station 5, gazonnée, de 14°,3 seulement.

Si la température du sol et de l'air à son voisinage ont fait l'objet

de nombreuses recherches de la part des météorologistes, l'étude de ce facteur par les écologistes dans des stations de végétation bien déterminée est encore très peu avancée. En ce qui concerne la température du sol des pelouses xérophiles sableuses, nous ne pouvons signaler que la mesure faite par ALLORGE (1922) dans une pelouse à *Corynephorus* du Vexin qui montre une forte élévation de température du sable en surface par temps ensoleillé.

3. TEMPÉRATURE DE L'AIR.

Une partie de l'énergie calorifique émise par le soleil est réfléchie par la surface du sol ; de plus, une partie de celle que le sol a emmagasinée est perdue dans l'air par rayonnement et conduction. Il en résulte un échauffement diurne des couches d'air avoisinant le sol. Par un phénomène inverse, le refroidissement nocturne du sol provoque celui des couches d'air à son contact. Cette élévation diurne et cet abaissement nocturne de la température à l'approche du sol constituent une inversion dans la stratification thermique des couches d'air qui a été signalée par SELTZER (1923) et se montre générale sur les lieux découverts (voir tableau 8). L'amplitude thermique est donc plus grande au niveau de la végétation que dans l'air sus-jacent.

Les mêmes facteurs qui agissent sur les variations de température du sol agissent aussi sur celles de l'air. L'exposition est le facteur le plus important : la comparaison des mesures 1 et 2, 3 et 4 du tableau 8 montrent un échauffement de l'air supérieur aux expositions ensoleillées.

4. HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE.

a) *Déficit de saturation* : celui-ci s'élève habituellement en jour au voisinage du sol, par suite de l'élévation de température ; mais lorsque le sol est humide, l'évaporation qui se produit à sa surface, augmentant l'humidité relative, diminue ce déficit et peut même le rendre inférieur à celui de l'air libre sus-jacent (rel. 1 et 2, tabl. 9). Le vent, en brassant l'air, peut atténuer considérablement les différences entre les diverses strates (comparer les mesures 1-3 sous le vent et 2-4 à l'abri de celui-ci).

b) *Evaporation* : l'évaporation est fonction du déficit de saturation et du vent ; ces deux facteurs étant maximum sur les pelouses sableuses, c'est dans ces groupements que l'évaporation est le plus

forte, comme nous le verrons au cours de l'étude des autres groupements.

TABLEAU 9. — *Déficit de saturation des pelouses xérophiles sableuses.*

1. 16-IV-35, 8 h.30 : SW., 30°. Sable détrempé, à l'ombre ; vent SW. fort.
2. — — : NE., 30°. Sable détrempé, au soleil.
3. 10-VI-35, 10.10 : S., 25°. Sable sec au soleil ; vent SW. moyen.
4. — — : N., 30°. Sable à l'ombre.

	1	2	3	4
100 cm.	0,56	0,52	1,06	1,06
5 cm.	0,48	0,24	1,11	1,40

5. INFLUENCE DU MICROCLIMAT SUR LA VÉGÉTATION DES PELOUSES XÉROPHILES SABLEUSES.

Le microclimat des pelouses xérophiles sableuses, par suite de la faible densité habituelle de la végétation, est sous l'influence prépondérante de la nature du sol et de l'exposition, qui constituent les facteurs physiographiques du microclimat : le microclimat de ces pelouses est un *physioclimat*. Ce dernier agit dans le sens d'une exagération des facteurs du climat régional : insolation maximum, température de l'air et du sol et déficit de saturation à grands écarts et de moyenne élevée, évaporation intense. Le rôle uniformisant de la végétation se fait déjà sentir sur le microclimat des pelouses lorsqu'elle y acquiert une certaine densité.

Le microclimat excessif constitue pour la végétation un facteur limitant, en particulier par le fort pouvoir évaporant habituel de l'air qui joue un rôle sélectif important ; c'est vis-à-vis de ce facteur d'évaporation que la végétation présente ses adaptations principales, périodicité et xéromorphie. De faibles variations de ce facteur, comme pour tout facteur voisin de sa limite d'amplitude, suffisent à provoquer dans la végétation des modifications importantes ; ces modifications s'observent aux diverses expositions :

1° l'exposition *Sud*, où le climat est le plus extrême, voit l'association à son optimum : 14 relevés sur 20 de nos tableaux sont sur des pentes exposées dans le secteur S.E. à S.S.W. ;

2° l'exposition *Nord*, où l'insolation est très réduite, possède une végétation plus mésophile, avec abondance des Mousses et des Gra-

minées ; beaucoup de caractéristiques sont absentes, comme le montre le relevé suivant, pris sur le flanc Nord d'une ancienne carrière, comparativement au relevé 1 du tableau 6 pris sur le flanc Sud :

Mont-Ligeon, exp. S., 30°, 25 mètres carrés.

Caractéristiques : *Teesdalia nudicaulis* 1.1, *Ornithopus perpusillus* +, *Trifolium striatum* +, *Aira praecox* 1.2.

Compagnes : *Ranunculus bulbosus* 1.1, *Arenaria serpyllifolia* 1.1, *Erodium Cicutarium* +, *Sarothamnus scoparius* 1.1, *Cerastium triviale* 1.1, *Achillea millefolium* +, *Hypochaeris radicata* 1.1, *Hieracium Pilosella* 1.2, *Myosotis hispida* +, *Plantago lanceolata* +, *Rumex acetosella* 1.1, *Luzula campestris* 1.1, *Anthoxanthum odoratum* 2.2, *Bromus mollis* 1.1, *Poa annua* 1.1, *Dicranum scoparium* 3.2, *Scleropodium purum* 2.2, *Peltigera canina* +.

3° l'exposition *Ouest*, intermédiaire au point de vue de l'insolation est exposée aux vents humides et sa végétation se rapproche de celle des expositions Nord ;

4° quant à l'exposition *Est*, sa végétation, abritée des vents humides, se rapproche davantage de celle de la face Sud.

2. CARACTÈRES ÉDAPHIQUES

1° TEXTURE DU SOL.

La fraction sableuse est toujours et fortement dominante, tandis que les éléments fins sont en proportion négligeable, comme le montrent les analyses suivantes :

TABLEAU 10. *Analyse mécanique du sol du Corynephorum.*

LOCALITÉ	PROFOND ^r	GRAVIER FIN	SABLE GROSSIER	SABLE FIN	LIMON + ARGILE
Mont-Ligeon, rel. 1.	1-2 cm.	0,5 ‰	52,1	43,8	3,6
Longny, rel. 4	1-2 cm.	0,0	36,8	58,5	4,7

De la texture grossière de ces « sols squelettiques » découlent leurs propriétés physiques particulières.

2° CONSTITUTION CHIMIQUE ET RÉACTION DU SOL.

Le sol du *Corynephorum* est presque uniquement constitué par un sable quartzeux sans calcaire et d'acidité accentuée ; nos mesures de pH sont comprises entre 4,7 et 5,3. Cette grande pauvreté en matières nutritives et cette acidité sont des caractères extrêmes ne permettant que le maintien des espèces oligotrophes et acidiphiles, ou indifférentes.

Le sol de l'*Artemisietum* au contraire renferme des éléments calcaires en faible proportion, mais de façon constante ; les pourcentages suivants de CO_3Ca ont été observés :

rhizosphère d'*Ajuga chamaepitys* : 0,6%.

rhizosphère d'*Artemisia campestris* : 1,5

rhizosphère de *Potentilla reptans* : 1,9.

rhizosphère de *Koeleria gracilis* : 3,2, 3,8

rhizosphère de *Corynephorus canescens* : 5,4

Cette association est un mélange d'espèces réputées calcicoles et calcifuges ; ces dernières, qui prospèrent ici sur un substratum pouvant renfermer plus de 5% de calcaire, seraient peut-être sensibles surtout aux ions OH et acidiphiles plutôt que calcifuges ; nous ne possédons malheureusement pas de mesures d'acidité de cette association ; de plus, la sécheresse du substratum ne met que très peu de calcaire à la disposition des plantes.

Les autres facteurs écologiques étant semblables, c'est le facteur de teneur en calcaire (et sans doute d'acidité) qui est déterminant dans la localisation respective des deux associations des pelouses sableuses.

3° TENEUR EN HUMUS.

La densité de la végétation règle l'enrichissement en humus du sol ; alors que ce dernier est absent des sables presque nus, il passe à plus de 5% lorsque la strate muscinale et herbacée devient dense. Cette faible teneur en matière organique s'explique par la faible production de la végétation, à laquelle s'ajoutent la sécheresse et l'aération qui facilitent la destruction de la matière organique par oxydation.

La faible proportion d'humus suffit à teinter le sol et à agglomérer les grains de sable qui, de la structure à grains libres, tend vers une structure granuleuse.

4° ESPACES PORIFÈRES, CAPACITÉ ET TENEUR EN EAU ET EN AIR.

La structure à grains libres du sol provoque la formation de faibles espaces porifères : 44,5 à 49,0%, d'après 8 mesures ; l'enrichissement en humus amène une augmentation de ceux-ci par suite de l'agglomération des particules du sol ; ainsi dans un pré à *Anthoxanthum* voisin d'une pelouse nous avons observé une élévation des espaces porifères à 52,6%. La capacité en eau augmente elle-même

sensiblement avec la proportion d'humus ; elle est dans les pelouses sableuses de 38,2 à 43,8%. La capacité en air est de 5,0 à 6,3.

Le contenu en eau demeure très faible : 2,6 à 7,1% entre 0 et 5 cm. en période sèche, et s'élève jusqu'à 20% environ pendant les périodes pluvieuses après lesquelles il se dessèche très rapidement par suite de sa grande perméabilité. L'exposition joue un rôle dans la teneur en eau du sol par son influence sur son échauffement et par le vent.

De toutes les associations que nous avons étudiées, les pelouses xérophiles sableuses sont celles dont la végétation a le moins d'eau à sa disposition. Ce caractère, joint au fort pouvoir évaporant de l'air, joue vis-à-vis de la végétation le rôle sélectif le plus important.

En résumé, les pelouses xérophiles sableuses présentent comme caractères édaphiques communs leur texture sableuse et leur faible teneur en eau, ce dernier, comme tout facteur au voisinage de son minimum, jouant le rôle essentiel dans la biologie des associations de ces pelouses. Les caractères spécifiques de chacune de ces associations sont également édaphiques : ils consistent dans les différences de teneur en bases et, sans doute, d'acidité.

3. FORMES BIOLOGIQUES

1° SPECTRE BIOLOGIQUE.

Les spectres biologiques des deux associations dans le Perche sont les suivants :

	<i>Corynephorum</i>			<i>Artemisietum</i>		
Nph:	4	soit	4,6 %	1	soit	1,5 %
Ch:	6	—	6,9	10	—	14,5
H:	33	—	37,9	27	—	39,1
G:	5	—	5,7	6	—	8,7
T:	39	—	44,9	25	—	36,2

Les Nanéphanérophytes sont des espèces de landes à assimilation continue. Les Chamaephytes, peu nombreuses dans le *Corynephorum*, deviennent plus abondantes dans l'*Artemisietum* où elles sont en proportion égale à celle qu'elles ont dans le *Xerobrometum*

du *Bromion*, association avec laquelle elle a des affinités floristiques. Les Hémicryptophytes, nettement dominantes dans le spectre total du territoire, sont ici assez effacées, la plupart d'entre elles étant mésophiles et hygrophiles; le *Corynephoretum* est une des rares associations terrestres du Perche où elles ne soient pas dominantes. Les Géophytes, peu nombreuses, sont surtout des Géophytes à rhizôme. Mais c'est par l'abondance des Thérophytes que ces deux associations sont remarquables, celles-ci étant même dominantes dans le *Corynephoretum*; cette abondance est due : 1° à la discontinuité de la végétation qui permet aux graines une dissémination directe sur le sol; 2° au microclimat excessif qui, par la transpiration active qu'il provoque, facilite la maturation des graines.

2° PÉRIODICITÉ ET ASPECTS SAISONNIERS.

L'été est la période la plus extrême de l'année pour les végétaux des pelouses xérophiles en ce qui concerne l'économie en eau; cette période extrême est évitée par beaucoup d'espèces dont le cycle végétatif et reproducteur s'accomplit en dehors d'elle.

Suivant les périodes d'assimilation des plantes des pelouses sableuses, on peut distinguer les groupes suivants :

1° un groupe *hivernal-prévernal*, constitué par des thérophytes qui germent dès les pluies d'automne et se fanent dès la première sécheresse, comme *Draba verna*, *Spergula pentandra*, *Mibora minima*;

2° un groupe *vernal*, moins précoce que le précédent, formé par la plupart des thérophytes (*Cerastium*, *Tillaea*, *Aïra*, etc.) et quelques hémicryptophytes (*Anthoxantum*, *Luzula campestris*); les espèces de ces deux groupes ne sont pas des xérophytes; celles d'entre elles qui vivent dans les stations mésophiles ont un cycle végétatif plus tardif et surtout plus long, le « point de fanaison » étant plus tardivement atteint;

3° un groupe *estival* comprenant quelques thérophytes comme *Filago* et *Helianthemum guttatum*, qui ont germé au printemps et sont de vraies xérophytes;

4° un groupe *automnal* avec *Scilla autumnalis*, géophyte évitant, comme les espèces vernaies, la période sèche;

5° enfin un groupe à *assimilation continue* constitué par les nanophanérophytes, les chamaephytes, des hémicryptophytes rosettées (*Armeria*) et cespiteuses (*Corynephorus*, *Koeleria*) de caractères xéromorphes plus ou moins accentués (voir ALLORGE, 1922).

4. CARACTÈRES ANTHROPOZOIQUES

1^o ACTION DES ANIMAUX.

Les lapins ont une forte influence sur la végétation et la physiologie des pelouses sableuses du Perche lorsqu'ils y deviennent abondants :

1^o agents de transport, ils répandent certaines espèces en transportant leurs graines : *Cynoglossum officinale*, *Lycopsis arvensis* ;

2^o agents prédateurs, ils broutent les espèces qui sont réduites à l'état de pelouses rases et stériles, tandis que les Phanérogames dédaignées multiplient leurs tiges (*Hypericum perforatum*, *Lycopsis arvensis*) et que les Cryptogames, Lichens et surtout Muscinées, peuvent s'étendre en tapis denses (rel. 7, tabl. 6) ;

3^o ils transforment le microrelief par les monticules de sable qu'ils édifient à l'entrée de leurs terriers ; ce sable nu se peuple de petites espèces annuelles formant un stade initial de la pelouse sableuse en reconstitution (1).

2^o ACTION DE L'HOMME.

Les pelouses xérophiles sableuses ne sont pas primitives dans le Perche, elles résultent de la dénudation par l'homme de sols couverts de végétation, moissons, landes, bois. Agent édificateur des pelouses, l'homme peut aussi en être un agent destructeur par mise en culture ou plantations de pins.

C. EVOLUTION DES PELOUSES XÉROPHILES SABLEUSES

Les pelouses xérophiles sableuses sont à la base de séries progressives d'origine artificielle que la considération des caractères écologiques permet de qualifier de « xérarches » et psammophiles. On y observe les trois phases de la colonisation des sols neufs : *migration*, *installation* ou *ecesis*, *compétition*. La migration apporte

(1) Hors du Perche, nous avons observé des pelouses xérophiles plus ou moins herbeuses dues à la régression de landes sous l'influence du pâturage. SUSPLUGAS (1935) a noté dans le Haut-Vallespir une telle origine régressive de « pelouses sèches à *Scleranthus annuus* » par pâturage de la lande à *Sarothamnus*.

des germes très variés sur lesquels les conditions écologiques exercent une sélection très sévère par suite de leurs caractères extrêmes. Les espèces le mieux « adaptées » à ces conditions sont quelques Mousses et des thérophytes surtout vernaies, qui constituent les espèces pionnières. Peu à peu le sol se couvre de végétation et l'association atteint son maximum de richesse floristique correspondant à l'optimum écologique.

Les pelouses sableuses ne s'établissent pas toujours sur des sols entièrement dénudés ; dans les friches abandonnées, leur végétation se mélange aux messicoles en régression, dont certaines se maintiennent au sein de la pelouse constituée. L'envahissement des friches par les espèces des pelouses est très rapide, comme le montre la liste suivante prise dans une friche de 2 ans sur sables du Perche :

Moutiers-au-Perche (Orne) : Caractéristiques du *Corynephorum*: *Teesdalia nudicaulis*, *Trifolium arvense lagopinum*, *Filago minima*, *Jasione montana*, *Aïra praecox*, *A. Caryophyllea*.

Messicoles : *Alsine tenuifolia*, *Arenaria serpyllifolia*, *Spergula arvensis*, *Erodium cicutarium*, *Herniaria hirsuta*, *Scleranthus annuus*, *Chondrilla juncea*, *Erigeron canadense*, *Hypochaeris glabra*, *Lycopsis arvensis*, *Anagallis arvensis*, *Plantago lanceolata*, *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, *P. Fagopyrum*, *Rumex acetosella*, *Setaria viridis*, *Holcus lanatus*, *Agrostis vulgaris*.

L'*Artemisietum* peut se constituer de la même façon sur les aires abandonnées des sables de Lamnay.

Lorsque les espèces à degré de sociabilité élevé, Graminées ou Muscinées, ont couvert tout le sol, la compétition interspécifique s'exerce au détriment des thérophytes par suite de conditions moins xérophiles et de l'interposition mécanique du tapis végétal à l'ensemencement. Une condition de l'existence des pelouses xérophiles sableuses est une compétition peu intense. La destruction de ces pelouses se produit selon deux modalités : 1° si la végétation herbacée se maintient, c'est le « pré siliceux à *Anthoxantum* » décrit par R. GAUME qui se constitue peu à peu ; 2° si la végétation suffrutescente de la lande se multiplie, les petites espèces des pelouses disparaissent rapidement devant cette végétation qui établit le *Calluneto-Ericetum cinereae* dans le *Corynephorum* et des peuplements de *Sarothamnus* dans l'*Artemisietum*.

II. LES PELOUSES XÉROPHILES CALCAIRES

(*Bromion erecti*)

Nous faisons entrer dans le groupe du *Bromion erecti*, maintes fois décrit en Europe centrale, quatre associations ayant entre elles des rapports floristiques étroits, comme le montre leur ensemble important de caractéristiques communes. Peu fréquentes et floristiquement pauvres dans le Perche par rapport aux territoires voisins, ces pelouses seront ici étudiées rapidement.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. *BRACHYPODIETO-FESTUCETUM DURIUSCULAE*.

C'est cette association qui a été décrite par ALLORGE dans le Vexin français sous le nom de « pelouse calcaire à *Festuca duriuscula* et *Sesleria caerulea* » (1922), par GAUME sur le calcaire de Beauce sous le nom de « pelouse à *Festuca duriuscula* » (1924), par R. de LITARDIÈRE dans le nord de la France et la vallée de la basse Seine (1927) et par nous-même dans les campagnes jurassiques bas-normandes (1932) sous le nom de *Festuceto-Brachypodietum calcicolum*.

1^o LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Sous son facies typique à *Festuca duriuscula* et chamaephytes, cette association est localisée, dans le Perche, sur les pentes du calcaire « corallien », là où le substratum est nu ou à peine recouvert de terre végétale ; elles forment des pelouses basses et discontinues qui voisinent avec des taillis de coudriers, des plantations de pins et des moissons calcaires.

2^o DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Le tableau 11, donnant la composition floristique de l'association dans le Perche montre sa pauvreté relative par rapport aux campagnes de Basse-Normandie et à la vallée de la Seine. *Teucrium montanum* et *Globularia Willkommii* en sont les deux seules caractéristiques exclusives et n'y existent qu'en une localité.

TABLEAU 11. — *Brachypodieto-Festucetum duriusculæ*.

1 : le Crochemelier à Igé ; 2 : Saint-Hilaire-lès-Mortagne, au-dessus de Rialin ;
3 : *idem*, vers les Gaillons ; 4 : le Guillé à Courgeault ; 5 : Théval à Saint-
Langis-lès-Mortagne ; 6 : Bazoches-sur-Hoëgne, vers les Gaillons.

		1	2	3	4	5	6
	Exposition :	SE	NE	N	plat	W	SW
	Pente :	25°	25°	10°	—	30°	10°
	Substr. géologique :	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ³ c
	Surface (en mq.) :	50	100	100	100	50	50
	CARACTÉRISTIQUES :						
H	<i>Festuca duriuscula</i>	3 3	3 2	2 2	4 3	3 3	3 3
	<i>Festuca duriuscula ssp. glauca</i>	+	.	.	.	.	.
	<i>Avena pratensis</i>	.	1 1	2 2	1 1	1 1	+
T	<i>Gentiana amarella</i>	.	.	.	+	1 1	.
M	<i>Campyllum chrysophyllum</i>	+	.	.	.	.	+
Ch	<i>Teucrium montanum</i>	+	.	.	.	.	.
	<i>Thymus lanuginosus</i>	+	.	.	.	.	.
H	<i>Thesium humifusum</i>	.	+	.	.	.	.
	<i>Globularia Willkommii</i>	1 1	.	.	.	.	.
M	<i>Neckera crispa</i>	.	.	1 3	.	.	.
	<i>Tortula squarrosa</i>	.	.	.	.	+	.
L	<i>Cladonia convoluta</i>	+	.	.	.	.	.
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :						
Ch	<i>Hippocrepis comosa</i>	2 2	1 2	2 2	+	2 3	2 3
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	2 3	3 3	2 3	1 3	1 3
	<i>Pimpinella Saxifraga</i> (1).....	1 1	+	2 1	1 1	2 1	.
	<i>Asperula cynanchica</i>	1 2	2 2	+	2 2	2 2	.
Ch	<i>Teucrium Chamaedrys</i>	.	1 2	+	2 2	2 2	.
	<i>Thymus praecox</i>	1 2	.	.	1 2	2 3	2 3
H	<i>Carlina vulgaris</i>	.	+	+	+	.	.
M	<i>Leptotrichum flexicaule</i>	+	.	1 2	+	.	1 2
Gp	<i>Orobanche cruenta</i>	+	+	.	+	1 1	.
Ch	<i>Polygala calcarea</i>	.	.	2 2	.	2 2	2 3
H	<i>Bromus erectus</i>	2 3	.	+	.	1 2	.
M	<i>Thuidium abietinum</i>	2 2	.	.	1 2	+	.
H	<i>Anemone Pulsatilla</i>	1 2	3 3	.	.	.	.
M	<i>Camptothecium lutescens</i>	1 2	.	.	.	.	3 2
Ch	<i>Ononis procurrens</i>	.	.	+	.	.	.
H	<i>Thalictrum minus</i>	+	.	.	.	.	.
Gt	<i>Ophrys aranifera</i>	.	.	.	.	.	+

(1) Et var. *dissectum*.

TABLEAU 11 (suite)

		1	2	3	4	5	6
	Exposition	SE	NE	N	plat	W	SW
	Pente :	25°	25°	10°	—	30°	10°
	Substr. géologique :	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ³ c
	Surface (en mq.) :	50	100	100	100	50	50
	COMPAGNES PRINCIPALES :						
H	<i>Lotus corniculatus</i>	+	+	1 1	1 2	+	1 1
	<i>Poterium dictyocarpum</i>	1 1	2 2	2 1	1 1	1 1	2 1
T	<i>Briza media</i>	+	2 1	2 1	1 1	+	+
P	<i>Juniperus communis</i>	.	2 3	1 2	+	.	1 1
H	<i>Knautia arvensis</i>	+	+	+	+	+	.
Grh	<i>Carex glauca</i>	.	2 2	3 2	1 2	2 2	2 2
T	<i>Linum catharticum</i>	+	.	2 1	+	1 1	1 1
H	<i>Cirsium acaule</i>	.	+	+	+	+	.
M	<i>Scleropodium purum</i>	.	4 4	.	3 3	2 3	1 3
Ch	<i>Hieracium Pilosella</i>	.	.	.	1 2	2 2	1 2
H	<i>Scabiosa Columbaria</i>	+	1 1	.	.	+	.
	<i>Eryngium campestre</i>	.	+	+	+	.	.
M	<i>Ctenidium molluscum</i>	+	.	2 3	.	.	3 3
Ch	<i>Helianthemum vulgare</i>	2 2	.	.	.	1 2	.
	<i>Genista tinctoria</i>	+	.	.	.	+	.
	<i>Potentilla reptans</i>	+	.	.	.	1 1	.
H	<i>Anthyllis vulneraria</i>	.	+	.	.	1 1	.
	<i>Centaurea pratensis</i>	.	+	1 1	.	.	.
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	.	.	.	+	.	+
	<i>Centaurea Scabiosa</i>	.	.	+	.	+	.
	<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	.	.	+	+
T	<i>Medicago Lupulina</i>	+	.	.	.	+	.
	<i>Euphrasia officinalis</i>	.	.	.	+	+	.

Observés une fois : P *Clematis Vitalba* (6), *Ligustrum vulgare* (2); H *Chlora perfoliata* (5), *Leontodon hispidum* (2), *Campanula rotundifolia* (3), *Achillea millefolium* (4), *Hypericum perforatum* (4), *Primula officinalis* (2), *Plantago media* (4), *Trisetum flavescens* (5); Grh *Ranunculus bulbosus* (5); Gt *Platanthera montana* (3), *Gymnadenya conopea* (2), *Ophrys muscifera* (5), *Loroglossum hircinum* (4); T *Chlora perfoliata* (5); M *Fissidens taxifolius* (6), *Stereodon cupressiforme* (4); L *Cladonia rangiformis*.

3° STRATIFICATION ET FACIES.

Sous sa forme typique, l'association présente une végétation basse et discontinue (voir fig. 2, pl. XVII) comprenant :

1° une strate muscinale dont le degré de recouvrement est très variable ;

TABLEAU 12. — *Brachypodieto-Festucetum duriusculæ*.Facies à *Brachypodium pinnatum*.

1 : Saint-Hilaire-lès-Montagne ; 2 : les Gaillons à Bazoches-sur-Hoësne ; 3, 4 : Théval à Saint-Langis ; 5 : Longny ; 6 : Dorceau.

		1	2	3	4	5	6
	Exposition :	E	SW	W	W	W	NE
	Pente :	5°	20°	30°	25°	30°	10°
	Substr. géologique :	J ^{3c}	J ^{3c}	J ^{3c}	J ^{3c}	c ⁵	c ⁴
	Surface (en mq.) :	100	50	100	100	50	100
	CARACTÉRISTIQUES :						
H	<i>Festuca duriuscula</i>	1 1	+	1 2	..	2 2	..
	<i>Avena pratensis</i>	2 2	2 1	..	..	..	..
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :						
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	4 5	3 4	3 4	4 5	4 4	4 4
	<i>Pimpinella Saxifraga</i>	1 1	..	2 1	—	1 1	+
Ch	<i>Polygala calcarea</i>	1 2	1 2	..	1 2	..	1 1
	<i>Ononis procurrens</i>	+	..	+	..	..	1 1
	<i>Asperula cynanchica</i>	1 2	..	1 2	+	..	..
	<i>Hippocrepis comosa</i>	2 1	..	1 1	..	..	..
	<i>Ononis spinosa</i>	..	..	1 2	..	2 3	..
	<i>Teucrium Chamaedrys</i>	..	..	3 2	+	..	..
	<i>Thymus praecox</i>	..	..	+	..	+	..
Gp	<i>Orobanche cruenta</i>	+	..	+	..	..	..
M	<i>Camptothecium lutescens</i>	..	..	..	..	1 2	..
	COMPAGNES PRINCIPALES :						
Grh	<i>Carex glauca</i>	1 1	2 1	2 2	2 1	+	2 2
H	<i>Poterium dictyocarpum</i>	1 1	1 1	2 1	+	1 1	..
	<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	+	1 1	..	1 1
	<i>Briza media</i>	1 1	1 1	1 1	+	..	1 1
	<i>Lotus corniculatus</i>	1 1	..	1 1	1 2	1	..
	<i>Knautia arvensis</i>	+	..	1 1	+	+	..
Grh	<i>Poa pratensis</i>	2 2	2 2	2 1	..	..	2 1
T	<i>Medicago Lupulina</i>	..	+	..	+	+	+
H	<i>Centaurea pratensis</i>	+	..	1 1	..	+	1 1
	<i>Viola hirta</i>	..	+	+	+	..	+
T	<i>Linum catharticum</i>	..	+	2 1	1 1	..	..
H	<i>Centaurea scabiosa</i>	+	..	+	..	1 1	..
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	..	+	..	..	+
	<i>Primula officinalis</i>	..	..	1 1	1 1	..	2 2
Ch	<i>Hieracium pilosella</i>	..	..	+	..	+	..
P	<i>Juniperus communis</i>	..	1 1	+	..	..	..
H	<i>Hypericum perforatum</i>	+	..	..	+	..	..
	<i>Eryngium campestre</i>	+	..	+	..	..	..
	<i>Scabiosa columbaria</i>	..	..	+	..	..	1 1
	<i>Leontodon hispidum</i>	..	..	..	1 1	..	+
	<i>Campanula rotundifolia</i>	+	..	..	..	..	..
	<i>Bromus erectus</i>	..	..	2 2	+	..	..
	<i>Cirsium acaule</i>	..	..	+	..	..	..
Grh	<i>Ranunculus bulbosus</i>	..	+	..	+	..	..
Gt	<i>Listera ovata</i>	..	+	..	+	..	..
M	<i>Scleropodium purum</i>	..	4 3	2 3	..	..	..

Observés une fois : P *Clematis Vitalba* (2), *Rosa micrantha* (6), *Corylus avellana* (6); Ch *Genista tinctoria* (5), *Veronica Chamaedrys* (4); H *Agrimonia Eupatoria* (6), *Anthyllis vulneraria* (6), *Galium Mollugo elatum* (6), *G. verum* (6), *Origanum vulgare* (6), *Calamintha Clinopodium* (3), *Poa compressa* (1), *Trisetum flavescens* (4); Grh *Carex praecox* (6); Gt *Orchis morio* (1); T *Myosotis hispida* (6), *Vicia sativa* (6); M *Fissidens taxifolius* (1), *Ctenidium molluscum* (3).

2° une strate herbacée inférieure éparse ;

3° une strate herbacée supérieure également éparse où domine *Festuca duriuscula* ;

4° une strate arbustive sporadique constituée de buissons épars, parmi lesquels le génévrier est le plus fréquent.

Sur substratum recouvert de terre végétale s'établit un facies à *Brachypodium pinnatum*, moins localisé géologiquement que le facies typique ; outre le calcaire lusitanien, il se voit sur la craie cénomannienne et turonienne. Bien qu'il diffère du facies typique par son aspect de pelouse élevée et dense, on n'y observe aucune espèce caractéristique : le *Brachypodium* domine fortement sur une végétation appauvrie du *Brachypodieto-Festucetum*, comme le montrent les relevés du tableau 12.

4° SOUS-ASSOCIATION : LE *Festucetum duriusculæ Therophytosum*.

Sur les replats des rochers de calcaire corallien ainsi qu'aux endroits artificiellement dénudés des pelouses, l'association s'établit sous un stade initial que nous détachons en une sous-association :

1° par la forte proportion d'espèces annuelles ou thérophytes, comme le montre le tableau 13, auquel il faut ajouter *Dianthus prolifera*, *Medicago minima*, *Myosotis hispida*, *Veronica arvensis* ;

2° par la présence d'une bonne caractéristique, *Arabis hirsuta*, à laquelle s'ajoute dans la vallée de la Seine *Hutchinsia petraea*.

5° ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

L'élément subméditerranéen est richement représenté, avec 7 espèces dans le facies typique, soit 12,5%. L'élément subsarmatique comprend 3 espèces caractéristiques, *Anemone Pulsatilla*, *Globularia Willkommii* et *Avena pratensis*. Quant à l'élément atlantique, il est ici très effacé, avec deux espèces seulement, *Polygala calcarea* et *Thesium humifusum*, soit 3,6% dans le facies typique. Les pelouses des campagnes bas-normandes et surtout de la vallée de la Seine sont plus riches en atlantiques, subsarmatiques et subméditerranéennes ; ces espèces étant pour la plupart localisées sur les pelouses primitives, manquent au Perche par suite de l'absence de telles pelouses, sauf peut-être à Igé (rel. 1, t. 11). Cette association est assez répandue sur les terrains calcaires incultes de la partie nord du secteur armorico-aquitain ; dans le sous-secteur aquita-

TABLEAU 13. — *Brachypodieto-Festucetum Therophytosum*.

1, 2 : le Crochemêlier à Igé ; 3 : Gréez-sur-Roc.

		1	2	3
	Exposition :	NW	SE	E
	Substr. géologique :	J ³ c	J ³ c	c ₄ s
	CARACTÉRISTIQUES :			
H	<i>Arabis hirsuta</i>	+	.	.
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ASSOCIATION :			
H	<i>Festuca duriuscula</i>	+	+	.
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :			
Ch	<i>Helianthemum vulgare</i>	+	+	.
	<i>Teucrium Chamaedrys</i>	+	+	.
	<i>Thymus praecox</i>	+	.	.
H	<i>Anemone Pulsatilla</i>	+	.	.
	<i>Ononis procurrens</i>	.	.	+
	<i>Bromus erectus</i>	+	.	+
	COMPAGNES :			
H	<i>Poterium dictyocarpum</i>	+	+	+
	<i>Potentilla reptans</i>	+	+	.
T	<i>Cerastium brachypetalum</i>	.	+	+
	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+	+	.
	<i>Alsine tenuifolia</i>	+	.	+
	<i>Saxifraga tridactylites</i>	+	.	+
	<i>Sedum acre</i>	.	+	+
Ch	<i>Hieracium Pilosella</i>	.	.	+
	<i>Genista tinctoria</i>	.	+	.
T	<i>Cerastium semidecandrum</i>	.	.	+
	<i>Erophila verna</i>	.	.	+
	<i>Linum catharticum</i>	.	.	.
	<i>Erodium cicutarium</i>	.	+	.
	<i>Geranium columbinum</i>	.	+	.
	<i>Trifolium scabrum</i>	.	+	.
	<i>Scleropoa rigida</i>	.	+	.
H	<i>Saxifraga granulata</i>	.	.	+

nien, R. de LITARDIÈRE a décrit un groupement affine de caractère méridional plus accentué (1928).

2. XEROBROMETUM ERECTI NEUSTRIACUM

C'est à cette association qu'il faut rapporter certains de nos relevés du *Festuceto-Brachypodietum* bas-normand (1932) ; les « talus

vicinaux à *Bromus erectus* » décrits par ALLORGE dans le Vexin français en 1922 appartiennent en grande partie au *Xerobrometum*.

1^o LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Cette association est localisée, comme le facies typique de la précédente, sur les calcaires arides sans couverture de terre végétale, représentés dans le Perche par le calcaire corallien ; elle peuple de préférence les sols artificiellement dénudés, comme les talus des chemins, ce qui lui confère un caractère légèrement rudéral.

2^o DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Parmi les caractéristiques du tableau 14, aucune n'est exclusive. *Bromus erectus*, caractéristique de l'alliance, devient par son abondance une « différentielle » de l'association. Bien que cette espèce soit aussi dominante dans le *Mesobrometum*, cette association s'éloigne du *Xerobrometum* par sa composition floristique, son « coefficient de communauté » (JACCARD, 1912) n'étant que de 43% ; les affinités du *Xerobrometum* sont plutôt avec le *Brachypodieto-Festucetum* typique, avec lequel il a un coefficient de communauté de 47%.

3^o STRATIFICATION ET FACIES.

La strate muscinale, toujours clairsemée, et les strates herbacées ne recouvrent ordinairement pas le sol complètement. La dominance revient constamment au *Bromus erectus*, qui constitue le seul facies du groupement.

4^o ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

Cette association a les mêmes affinités chorologiques que la précédente. Elle présente son maximum de richesse floristique dans le Domaine médio-européen, où elle a été maintes fois décrite, et n'est représentée dans le Nord-Ouest de la France que par une race *neustriacum* appauvrie. Elle semble manquer à l'Est et au Nord des Campagnes jurassiques de Mamers, Alençon et Trun.

3. MESOBROMETUM ERECTI NEUSTRIACUM

1^o LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE.

Le *Mesobrometum neustriacum*, décrit ici pour la première fois, est l'association du *Bromion* le plus répandue dans le Perche ; on l'y voit sur le calcaire lusitanien, la craie cénomaniennne et turonienne, sur les pentes incultes et les talus des chemins partout où le sol est moins aride que celui de l'association précédente.

TABLEAU 14. — *Xerobrometum erecti neustriacum*.

1, 2, 3 : le Crochemêlier à Igé ; 4 : talus du sentier de Théval près Mortagne.
 Bas-Maine : 5 : anciennes carrières de Chaumiton près Mamers.

		1	2	3	4	5
	Exposition :	SE	NW	SE	S	SE
	Pente :	25°	20°	30°	30°	35°
	Substr. géologique :	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ³ c	..
	Surface (en mq.) :	100	100	100	50	100
	CARACTÉRISTIQUES :					
Ch	<i>Helianthemum vulgare</i>	2 2	2 2	2 3	2 2	2 3
	<i>Potentilla reptans</i>	+	..	+	+	1 1
H	<i>Anthyllis vulneraria</i>	1 1	1 1	..	1 1	1 2
Gt	<i>Aceras anthropophora</i>	..	..	..	..	..
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :					
H	<i>Bromus erectus</i>	4 3	4 3	3 3	4 4	4 3
Ch	<i>Teucrium Chamaedrys</i>	2 2	2 2	3 3	2 3	2 3
	<i>Thymus praecox</i>	2 2	1 1	+	+	2 2
	<i>Asperula cynanchica</i>	1 2	+	..	1 2	+
	<i>Hippocrepis comosa</i>	3 2	1 2	2 2	..	..
H	<i>Pulsatilla vulgaris</i>	..	1 2	+	..	3 2
	<i>Pimpinella Saxifraga</i>	..	+	+	1 1	..
	<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	..	..	1 3	+
M	<i>Camptothecium lutescens</i>	+	+	+	..	..
H	<i>Brunella alba</i>	+	+	..	..	..
M	<i>Thuidium abietinum</i>	..	..	..	+	+
H	<i>Ononis procurrens</i>	..	..	..	+	..
	<i>Galium asperum</i> ssp. <i>umbellatum</i> var. <i>Thuillieri</i>	..	1 2	..	..	..
	<i>Avena pratensis</i>	..	..	..	1 1	..
Gp	<i>Orobanche cruenta</i>	..	..	..	..	+
Gt	<i>Ophrys aranifera</i>	..	..	..	1 1	..
H	<i>Campanula glomerata</i>	..	..	..	..	+
	COMPAGNES PRINCIPALES :					
H	<i>Festuca duriuscula</i>	2 3	2 2	2 3	2 2	2 2
	<i>Lotus corniculatus</i>	+	2 1	..	1 1	..
	<i>Poterium dictyocarpum</i>	..	2 1	+	2 1	2 1
	<i>Knautia arvensis</i>	1 1	+	1 1	+	..
	<i>Eryngium campestre</i>	+	+	+	..	+
	<i>Hypericum perforatum</i>	..	..	+	1 1	1 1
	<i>Briza media</i>	+	2 1	..	+	1 1
	<i>Arabis hirsuta</i>	..	..	+	..	1 2
	<i>Medicago Lupulina</i>	..	+	..	1 1	..
	<i>Achillea millefolium</i>	..	+	..	+	..
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	..	+	+	..	..
	<i>Origanum vulgare</i>	..	..	+	..	..
	<i>Primula officinalis</i>	..	1 1	..	..	..
	<i>Plantago media</i>	..	+	..	+	..
	<i>Plantago lanceolata</i>	..	+	+	..	..
Grh	<i>Carex glauca</i>	..	..	..	2 2	1 2
	<i>Poa pratensis</i>	..	..	+	2 1	..
T	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1 2	+	..	..	..
	<i>Linum catharticum</i>	..	1 1	..	..	1 1

Observés une fois : Ch *Astragalus glycyphyllos* (4), *Genista tinctoria* (2) ; H *Viola hirta* (2), *Reseda lutea* (5), *Galium Mollugo* (4), *Scabiosa columbaria* (4), *Cirsium acule* (4), *Centaurea Scabiosa* (4), *Dactylis glomerata* (4), *Thesium humifusum* (5), *Trisetum flavescens* (4), *Festuca duriuscula* ssp. *glauca* (1) ; Gt *Loroglossum hircinum* (4) ; Grh *Carex praecox* (5) ; T *Cerastium triviale* (2), *Alsine tenuifolia* (1) ; M *Clenidium molluscum* (2), *Scleropodium purum* (2), *Hylocomium triquetrum* (2).

TABLEAU 14 bis. — *Mesobrometum erecti neustriacum*.

1 : Regmalard, hameau de Pontillon ; 2, 3, 4 : coteaux de l'Huisne entre Saint-Germain-des-Grois et Dorceau ; 5 : Igé, au-dessus de Brais ; 6 : Cormes, route de la Ferté ; 7 : Courgenard, route de Montmirail, à Courtangis.

		1	2	3	4	5	6	7
	Exposition :	SW	NE	NE	NE	W	SE	W
	Pente :	40°	30°	35°	15°	30°	25°	40°
	Substr. géologique :	c ⁴ m	c ⁴ m	c ⁴ m	c ⁴ m	J ³ c	J ⁴	c ⁴ m
	Surface (en mq.) :	100	50	50	100	100	50	100
CARACTÉRISTIQUES :								
H	<i>Bromus erectus</i>	1 1	3 3'	3 2	3 3	4 4	4 4	3 4
	<i>Origanum vulgare</i>	+	.	.	1 2	.	1 2	1 2
Gt	<i>Loroglossum hircinum</i>	.	.	.	.	.	+	+
	<i>Orehis purpurea</i>	.	.	1 1	.	.	.	.
	- <i>simia</i>	.	.	.	.	.	.	+
	- <i>ustulata</i>	.	.	1 1	.	.	.	.
H	<i>Agrimonia Eupatoria</i>	.	.	.	.	.	+	.
	<i>Veronica Teucrium</i>	.	.	.	.	.	1 2	.
CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE								
H	<i>Pimpinella Saxifraga</i>	1 1	1 1	+	1 1	1 1	2 1	1 1
	<i>Brachypodium pinnatum</i>	1 2	2 3	2 2	3 3	1 2	.	1 3
Ch	<i>Thymus praecox</i>	+	.	.	2 2	+	1 3	+
	<i>Polygala calcarea</i>	.	1 2	1 2	1 3	.	.	.
	<i>Ononis procurrens</i>	.	.	.	+	.	1 2	1 2
Gp	<i>Orobancha cruenta</i>	.	.	+	+	.	.	.
M	<i>Camptothecium lutescens</i>	1 2	.	.	.	.	3 3	2 3
H	<i>Carlina vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Galium asperum</i> ssp. <i>umbellatum</i>	.	.	.	.	.	.	.
	v. <i>Thuillieri</i>	.	.	.	2 2	.	.	.
Ch	<i>Asperula cynanchica</i>	.	.	.	.	1 2	.	.
	<i>Ononis spinosa</i>	2 3	.	.	.	.	.	.
Gt	<i>Ophrys aranifera</i>	.	.	.	.	.	+	.
	<i>Thuidium abietinum</i>	.	.	.	.	.	.	2 3
COMPAGNES PRINCIPALES :								
H	<i>Poterium dictyocarpum</i>	2 1	2 1	2 1	1 1	1 1	1 1	1 1
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	+	1 1	1 1	+	1 1	.
Ch	<i>Hieracium Pilosella</i>	1 1	1 2	1 2	1 3	.	1 2	2 2
H	<i>Galium Mollugo</i>	.	1 2	.	+	+	+	1 2
	<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	+	+	+	+	+
	<i>Knautia arvensis</i>	+	+	1 1	1 1	.	.	.
	<i>Primula officinalis</i>	.	1 1	+	1 1	+	.	.
Grh	<i>Ranunculus bulbosus</i>	.	1 1	1 1	2 1	.	.	1 1
	<i>Carex glauca</i>	1 2	1 2	.	+	1 2	.	.

TABLEAU 14 bis (suite)

		1	2	3	4	5	6	7
	Exposition :	SW	NE	NE	NE	W	SE	W
	Pente :	40°	30°	35°	15°	30°	25°	40°
	Substr. géologique :	c ⁴ m	c ⁴ m	c ⁴ m	c ⁴ m	J ³ c	J ⁴	c ⁴ m
	Surface (en mq) :	100	50	50	100	100	50	100
Grh	<i>Poa pratensis</i>	.	+	.	1 1	1 1	.	1 1
M	<i>Scleropodium purum</i>	.	+	.	3 3	.	1 2	1 3
P	<i>Corylus avellana</i>	.	2 2	2 3	1 1	.	.	.
H	<i>Viola hirta</i>	.	1 1	+	.	+	.	.
	<i>Lotus corniculatus</i>	2 1	.	.	.	2 1	+	.
	<i>Scabiosa Columbaria</i>	1 1	.	.	+	2 1	.	.
	<i>Campanula rotundifolia</i>	.	+	+	+	.	.	.
	<i>Briza media</i>	1 1	.	.	+	1 1	.	.
T	<i>Linum catharticum</i>	.	1 1	.	.	.	1 1	+
M	<i>Hylocomium triquetrum</i>	.	2 2	1 2	2 2	.	.	.
P	<i>Quercus robur</i> (= <i>pedunculata</i>).....	.	+	1 1	.	.	.	.
	<i>Betula verrucosa</i>	.	+	+	.	.	.	.
H	<i>Hypericum perforatum</i>	.	.	.	.	.	1 1	-
	<i>Vicia sepium</i>	.	.	1 1	1 2	.	.	.
	<i>Galium verum</i>	.	.	.	1 2	+	.	.
	<i>Centaurea pratensis</i>	+	.	.	.	1 1	.	.
	<i>Hieracium murorum</i>	.	1 1	+	.	.	.	.
	<i>Cirsium acaule</i>	+	.	.	.	+	.	.
	<i>Plantago media</i>	.	.	.	+	+	.	.
	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	.	+	+	.	.	.	.
	<i>Medicago Lupulina</i>	+	.	.	+	.	.	.
Grh	<i>Listera ovata</i>	.	+	1 1	.	.	.	.
Gb	<i>Ophrys apifera</i>	.	.	.	.	.	-	.
	<i>Ophrys muscifera</i>	.	.	.	+	.	.	.
T	<i>Cerastium triviale</i>	.	.	.	.	.	1 1	2 1
	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.	.	.	.	.	.	+
	<i>Vicia angustifolia</i>	.	.	.	.	.	1 1	1 1
	<i>Valerianella olitoria</i>	.	.	.	.	+	.	1 1
	<i>Myosotis hispida</i>	.	+	.	.	.	.	+
	<i>Veronica arvensis</i>	.	.	.	.	.	1 1	.
M	<i>Hylocomium splendens</i>	.	3 3	4 3	.	.	.	.

Observés une fois : P *Crataegus monogyna* (4), *Cornus sanguinea* (2), *Ulmus campestris* (7); Ch *Genista tinctoria* (1); H *Aquilegia vulgaris* (2), *Silene inflata* (6), *Eryngium campestre* (6), *Leontodon hispidum* (4), *Picris hieracioides* (3), *Centaurea Scabiosa* (1), *Calamintha Acinos* (7), *Plantago lanceolata* (7), *Festuca duriuscula* (6), *Poa compressa* (7), *Anthyllis vulneraria* (4), *Reseda lutea* (5); Gt *Gymnadenia conopea* (4); Gb *Muscari comosum* (6); Grh *Poa trivialis* (6); T *Euphrasia officinalis* (4); M *Cnidium molluscum* (2).

TABLEAU 15. — Association à *Chlora perfoliata* et *Carex glauca*.

1, 2, 3 : Théval à Saint-Langis-lès-Mortagne.

		1	2	3
	Exposition :	NW	NW	W
	Pente :	10°	20°	10°
	Substr. géologique :	J ²	J ²	J ²
	Surface (en mq.) :	50	25	50
	CARACTÉRISTIQUES :			
T	<i>Chlora perfoliata</i>	1	1	+
II	<i>Senecio erucifolius</i>	+	+	+
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :			
H	<i>Brachypodium pinnatum</i>	2	3	2
Gp	<i>Orobancha cruenta</i>	+	+	+
II	<i>Pimpinella Saxifraga</i>	+	1	1
	<i>Carlina vulgaris</i>	+	+	.
Ch	<i>Hippocrepis comosa</i>	+	+	.
	<i>Asperula cynanchica</i>	1	2	.
	<i>Polygala calcarea</i>	1	3	.
	<i>Thymus praecox</i>	+	.	.
	<i>Ononis spinosa</i>	+	.	.
II	<i>Galium asperum</i>	.	+	.
	<i>Bromus erectus</i>	.	+	.
M	<i>Camptothecium lutescens</i>	+	.	.
	COMPAGNES :			
H	<i>Lotus corniculatus</i>	2	3	1
	<i>Silene pratensis</i>	2	2	1
Grh	<i>Carex glauca</i>	1	2	2
T	<i>Linum catharticum</i>	1	1	1
M	<i>Clenidium molluscum</i>	3	3	3
Ch	<i>Genista tinctoria</i>	+	+	.
H	<i>Briza media</i>	.	1	1
	<i>Festuca duriuscula</i>	+	.	+
	<i>Daucus Carota</i>	+	.	+
	<i>Leontodon hispidum</i>	2	2	.
	<i>Trifolium pratense</i>	1	1	.
	<i>Brunella vulgaris</i>	+	.	1
	<i>Poterium dictyocarpum</i>	+	.	+
	<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	+	.
	<i>Cirsium acaule</i>	+	+	.
	<i>Trifolium fragiferum</i>	+	.	+
Ch	<i>Genista sagittalis</i>	.	+	.
	<i>Helianthemum vulgare</i>	.	.	+
II	<i>Danthonia decumbens</i>	+	.	.
	<i>Avena pratensis</i>	.	.	1
	<i>Poa pratensis</i>	+	.	.
	<i>Plantago lanceolata</i>	+	.	.
	<i>Centaurea pratensis</i>	+	.	.
	<i>Knautia arvensis</i>	.	.	+
	<i>Poa compressa</i>	.	.	+
	<i>Medicago Lupulina</i>	.	.	+
Grh	<i>Carex panicea</i>	+	.	.
	<i>Equisetum palustre</i>	+	.	.
M	<i>Leptotrichum flexicaule</i>	1	3	.
	<i>Scleropodium purum</i>	.	1	2

2° DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Les 7 relevés du tableau 14 *bis* montrent l'individualité de cette association, accusée par un bloc caractéristique, sans exclusives il est vrai, et par la présence d'espèces mésophiles manquant aux groupements précédents, Orchidées et Graminées en particulier.

3° STRATIFICATION ET FACIES.

La strate muscinale est plus développée que dans le *Xerobrometum*, de même que la strate herbacée supérieure, où domine constamment le brome ; la continuité et la densité de la végétation donne à l'association un aspect mésophile qui la rapproche du facies à *Brachypodium* du *Festucetum duriusculæ*, qui se voit sur les mêmes sols et avec lequel on observe des formes de passage (rel. 4).

4° ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

Le contingent subméditerranéen se réduit à 4 espèces, soit 5,9%, alors que l'élément subsarmatique ne comprend plus qu'une espèce (*Veronica Teucrium*) ainsi que l'élément atlantique (*Polygala calcarea*). Les affinités sont grandes avec le *Mesobrometum* médio-européen. Le *Mesobrometum neustriacum* est largement répandu dans le Nord-ouest de la France, ce qui infirme les conclusions prématurées de WILCZEC, BEAUVERD et DUTOIT (1928) avançant que les peuplements de *Bromus erectus* se comportent sous le climat atlantique en *Xerobrometum*.

4. ASSOCIATION A *CHLORA PERFOLIATA* ET *CAREX GLAUCA*.

1° LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Cette association s'établit sur sols marneux compacts et imperméables, mais cependant desséchés en été. Elle est localisée, dans le Perche, sur les parties non sourcillantes des pentes sur l'argile oxfordienne sur la bordure occidentale de notre territoire.

2° DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Par la présence de nombreuses caractéristiques du *Bromion*, que fait ressortir le tableau 15, l'association à *Chlora perfoliata* appartient indiscutablement à cette alliance, se rapprochant en particulier ici du *Festucetum duriusculæ* dont elle possède 4 caractéristiques. Mais elle s'en distingue : 1° par la présence de deux bonnes caractéristiques ; 2° par la présence d'espèces des prairies méso-

hygrophiles du *Festucetum arundinaceæ*, comme *Trifolium fragiferum*, *Silais pratensis*, *Equisetum palustre*, *Carex panicea*. On peut d'ailleurs observer toutes les transitions entre ces prairies et les pelouses à *Chlora perfoliata* qui voisinent souvent avec elles.

3^o STRATIFICATION ET FACIES.

La strate muscinale est bien développée, avec dominance de *Ctenidium molluscum*; la strate herbacée inférieure est localement abondante et la strate supérieure est dominée ici par *Brachypodium pinnatum* en mélange avec *Carex glauca*.

4^o ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

Nous rattachons à l'association à *Chlora perfoliata* et *Carex glauca* le groupement décrit par nous sur les argiles calloviennes des environs d'Alençon (1933) comme une variante sèche de la prairie mésohygrophile à *Festuca arundinacea*, bien qu'il soit plus mélangé d'espèces de cette dernière association qu'il ne l'est dans le Perche et se rapproche plutôt du *Mesobrometum* que du *Brachypodioto-Festucetum* par l'abondance du *Bromus erectus*. L'association à *Chlora perfoliata* et *Tetragonolobus siliquosus* décrite par QUANTIN dans le Jura méridional (1935) a des rapports évidents avec notre association, comme l'a fait ressortir cet auteur lui-même.

B. SYNÉCOLOGIE DES PELOUSES XÉROPHILES CALCAIRES

1. CARACTÈRES MICROCLIMATIQUES

Le microclimat présente des variations d'une association à l'autre selon la densité de la végétation; extrême dans les groupements de végétation discontinue où il est identique à celui des pelouses sableuses, il s'atténue et s'uniformise dans les groupements fermés, faciés à *Brachypodium* du *Festucetum duriusculæ* et *Mesobrometum*.

1^o LUMINOSITÉ.

Elle est maximum dans les pelouses ouvertes, dont la végétation discontinue reçoit en totalité l'énergie lumineuse, augmentée par la réflexion sur le calcaire de teinte claire. Les pelouses à peuplements denses de *Bromus* et de *Brachypodium*, par contre, protègent un peu les strates inférieures contre l'insolation.

2° TEMPÉRATURE DU SOL.

La température du sol est sous l'influence des mêmes facteurs que celle des pelouses sableuses et subit des variations parallèles.

a) *Influence des conditions atmosphériques* : l'échauffement du sol, faible par temps couvert, devient intense par temps ensoleillé aux endroits exposés à la radiation solaire directe ; nous avons noté jusqu'à un échauffement de 52° à 1 cm. dans le sol nu.

b) *Influence de l'exposition* : les pentes exposées au sud s'échauffent beaucoup plus par temps ensoleillé que les pentes exposées au nord ; le tableau 16 en donne des exemples.

TABLEAU 16. — Température de l'air et du sol des pelouses calcaires.

1. 18-VII-34, 10 h. 40 : *Festucetum* typique, W., 25°. Nébul. 5/10.
2. — 10. 50 : *Xerobrometum*, NW., 20° (rel. 2).
3. — 11. 0 : *Xerobrometum*, SE., 25° (rel. 1).
4. 21-VIII-34, 10. 0 : *Festucetum* plat (rel. 4), str. muscinale continue. Nébul. 3/10.
5. — — : facies à *Brachypodium* plat, près du précédent.
6. 22-VIII-34, 14. 15 : *Festucetum*, SW., 25°. Nébul. 2/10.
7. — 14. 25 : *Festucetum*, SW., 10° (rel. 6), sur sol nu.
8. — — : *Festucetum*, SW., 10°, sous une touffe de *Festuca*.
9. — — : *Festucetum*, facies à *Brachypodium*, SW., 30° (rel. 2).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
100cm.	22°6	22°5	21°1	21°9	21°9	28°9	29°0	29°0	28°8
5cm.	24°2	22°6	23°7	25°4(1)	19°5	33°6	32°5		25°3
—1cm.		20°8	29°2	26°5	19°2	52°0	50°0	34°5	
—5cm.						35°2	35°8		20°6

(1) Hauteur au-dessus de la strate muscinale et non du sol.

c) *Influence de la végétation* : l'échauffement du sol est d'autant plus faible que la densité de la végétation est plus grande, celle-ci atténuant le microclimat excessif provoqué par les conditions physiographiques. L'amplitude des variations thermiques diminue donc d'une association à l'autre selon l'ordre suivant : *Festucetum Thero-phytosum*, *Festucetum typique*, *Xerobrometum*, peuplements de *Brachypodium* et *Mesobrometum* ; le tableau 16 donne des exemples de mesures prises simultanément dans plusieurs de ces groupements. L'influence de la végétation est plus marquée ici que dans les pelouses sableuses par suite de la densité et de la hauteur plus grandes qu'elle atteint.

Les quelques mesures d'ALLORGE dans le Vexin français (1922) et surtout celles de KRAUSS (1911) aux environs de Carlstadt confirment nos conclusions ; ce dernier en particulier, avec de nombreuses mesures de température prises sur des pelouses crayeuses, a fait ressortir l'influence de la nébulosité, de l'exposition et de la végétation sur les variations thermiques du sol.

3° TEMPÉRATURE DE L'AIR.

Elle est soumise à des variations identiques à celle des pelouses sableuses, comme le montre le tableau 16. Les pelouses denses à *Bromus* et à *Brachypodium* protègent cependant davantage contre les variations thermiques l'air à leur niveau, et suffisamment pour que la température diurne y devienne inférieure à celle de l'air libre sus-jacent (stat. 5-9, T. 16).

De même que les maxima les plus hauts sont atteints sur les pelouses les plus découvertes, on y observe également les minima les plus bas, mais avec des différences beaucoup moindres :

TABLEAU 17.— Températures minima dans le *Festucetum duriusculæ*.

Date	<i>Festucetum</i> TYPIQUE	FACIES A <i>Brachypodium</i>
25/26. III. 34	(rel. 5) —1°6	(rel. 4) —1°4
27/28. III. 34	(rel. 6) 0°0	(rel. 6) 0°4
20/21. VIII. 34	(rel. 5) 8°4	(rel. 4) 8°7

Les associations les plus eurythermes sont aussi celles qui ont la moyenne thermique la plus élevée, par suite de l'échauffement diurne beaucoup plus considérable que le refroidissement nocturne.

STOCKER (1923) a noté l'élévation diurne de la température au voisinage du sol dans des pelouses dont il ne donne pas la composition floristique. Il en est de même des recherches de HAGÈNE (1931) dans les pelouses à *Bromus erectus* des environs de Dijon, bien que certains de ses résultats soient sans doute trop élevés par suite de l'absence d'écran. Les mesures de températures extrêmes faites pendant de longues périodes par QUANTIN dans les pelouses du Jura méridional (1935) montrent que le groupement le plus eurytherme et thermophile est l'*Anthyllideto-Teucrietum*, association la

plus découverte, équivalente de notre *Festucetum Therophytosum*, tandis que le *Mesobrometum* est le plus mésophile (1).

4° HUMIDITÉ ATMOSPHERIQUE.

a) *Le déficit de saturation* subit de fortes variations dans les pelouses calcaires basses et discontinues comme dans les pelouses sableuses ; par contre, dans les pelouses denses, le déficit de saturation est rendu très faible au voisinage du sol par suite de l'évaporation à la surface de celui-ci et de la transpiration des végétaux, et de l'absence de brassage de l'air à l'abri du vent. Le tableau 18 montre ces différences.

TABLEAU 18. — Déficit de saturation de l'air des pelouses calcaires.

1. 29-III-34, 14.15 : *Festucetum* typique plat (rel. 4). Nébul. 3/10.
2. — — : facies à *Brachypodium* voisin.
3. 18-VII-34, 10.40 : *Festucetum* typique, W., 25°. Nébul. 5/10.
4. — — 10.50 : *Xerobrometum*, NW., 20° (rel. 2).
5. — — 11.0 : *Xerobrometum*, SE. 25° (rel. 1).
6. 21-VIII-34, 10.0 : *Festucetum* plat (rel. 4). Nébul. 3/10.
7. — — : Facies à *Brachypodium* voisin.

	1	2	3	4	5	6	7
100 cm.	4,7	4,9	6,3	6,3	6,2	8,3	8,3
5 cm.	5,0	3,0	6,7	6,3	6,8	7,9	1,2

b) *L'évaporation* suit les variations du déficit de saturation, les différences étant encore amplifiées par l'action du vent qui s'exerce beaucoup plus sur les pelouses discontinues. C'est pour la même raison que l'évaporation augmente avec la hauteur au-dessus du sol, même sur les pelouses ouvertes, comme le montrent les résultats suivants (à 5 cm. du sol) :

25/26-III-35 : température basse, nébul. nulle, vent SW. moyen.

1. *Festucetum* typique, W., 30° (rel. 5)..... 1 cc., 05 (100)
2. facies à *Brachypodium*, W., 25° (rel. 4)..... 0,90 (86)

20/21-III-34 : Idem.

3. Station 1..... 3,50 (100)
4. Station 2..... 3,05 (87)

27/28-III-34 : ciel brumeux, vent NE. faible.

5. *Festucetum* typique, plat (rel. 4)..... 2,50 (98)
6. facies à *Brachypodium* voisin, plat..... 1,75 (68)
7. Idem, à 50 cm..... 2,55 (100)

(1) L'auteur a malheureusement omis d'indiquer la hauteur au-dessus du sol à laquelle ont été faites ses observations, ce qui a cependant une grande importance.

Les mesures du déficit de saturation dans les pelouses xérophiles sont rares. Citons les mesures d'HAGÈNE aux environs de Dijon, qui sont certainement en partie faussées par le fait que les thermomètres du psychromètre n'étaient pas protégés du soleil ; l'auteur a calculé ainsi des déficits allant jusqu'à 81,5.

QUANTIN a fait dans les pelouses du *Bromion* jurassien (1935) de longues séries de mesures de l'évaporation avec l'évaporimètre Piche, mais dans un seul individu d'association et sans indiquer la hauteur où ces mesures ont été faites. De plus, les différences entre les deux associations extrêmes y sont plus accentuées par suite de leur localisation à des expositions opposées.

5° INFLUENCE DU MICROCLIMAT SUR LA VÉGÉTATION DES PELOUSES CALCAIRES.

Le microclimat des pelouses xérophiles calcaires est excessif dans celles dont la végétation discontinue est sous l'influence dominante des conditions physiographiques et va en s'égalisant avec la densité croissante de la végétation herbacée qui prend le rôle prépondérant ; le microclimat des premières est un *physioclimat*, celui des secondes un *phytoclimat*.

Les variations physiographiques ont une influence d'autant plus marquée sur la végétation que celle-ci est plus discontinue. Ainsi le *Festucetum duriusculæ* et le *Xerobrometum* trouvent leur optimum sur les pentes SE à SW comme nous l'avions déjà noté pour le premier dans les campagnes bas-normandes (1932) ; sur les pentes nord, ils perdent une partie de leurs caractéristiques et se mélangent d'espèces mésophiles. Le facies à *Brachypodium* du *Festucetum* et le *Mesobrometum* demeurent par contre identiques à toutes les expositions. Ces différences sont plus accentuées dans les territoires de montagnes où elles provoquent une localisation topographique des associations de pelouses.

2. CARACTÈRES ÉDAPHIQUES

1° PROFIL MORPHOLOGIQUE DU SOL.

Le *Festucetum* typique et le *Xerobrometum* reposent le plus souvent sur un substratum qui n'est autre que la roche-mère désagrégée superficiellement, et parfois sur un sol superficiel que nous rattachons aux « *rendzina* » décrits en Europe centrale par GLINKA

(1914), observés en Tchécoslovaquie sous le *Seslerietum* par ZLATNIK (1928) et sur la craie du sud de l'Angleterre par ROBINSON (1932). Le profil suivant en donne un exemple :

- Le Guillé à Courgeoult, pelouse horizontale sur J³c (rel. 4, t. 11) :
- A₁ (10 cm.) : horizon brun, humique, à structure granuleuse ; quelques graviers calcaires ; nombreuses racines.
 - A₂ (12 cm.) : horizon plus clair et plus squelettique, à débris calcaires devenant très nombreux vers la base ; racines plus rares.
 - C : calcaire corallien en blocailles.

Le facies à *Brachypodium* et le *Mesobrometum* ont toujours été observés soit sur des rendzina, soit sur des sols légèrement podzolisés survivants d'un état antérieur boisé et rappelant le profil du *Querceto-Carpinetum*, comme le montre le profil suivant, épais de 150 cm. :

- Cherré, *Mesobrometum* sur J⁴, sol horizontal :
- A₁ (30 cm.) : sol brunâtre friable, granuleux, homogène ; quelques graviers calcaires ; nombreuses petites racines.
 - A₂ (90 cm.) : horizon jaune brun pâle, granuleux ; pierres abondantes ; grosses racines.
 - B (30 cm.) : horizon ocre jaune, plus compact, de structure à tendance prismatique ; nombreuses pierres.
 - C : brocailles en bancs durs.

On constate dans ce profil l'accumulation d'argile et de sesquioxyde de fer dans un horizon B illuvial peu épais. Les horizons des 30 premiers centimètres sont mélangés par une ancienne mise en culture.

2^o TEXTURE DU SOL.

Celle-ci varie avec les associations et peut jouer un rôle déterminant dans leur localisation par les propriétés physiques qu'elle confère au sol.

Alors que le substratum du *Festucetum* typique et du *Xerobrometum* est pierreux-graveleux et ne renferme que très peu de limon et d'argile, celui du facies à *Brachypodium* et du *Mesobrometum* est un sol beaucoup moins squelettique en surface, surtout lorsqu'il repose sur la craie marneuse du Cénomanien (local. 5 du tabl. 19). Quant aux pelouses à *Chlora* et *Carex glauca*, elles sont localisées sur les sols très riches en éléments fins.

Ces résultats sont très comparables à ceux que QUANTIN a obtenus dans les associations du *Bromion* du Jura méridional (1935).

TABLEAU 19. — Analyse mécanique des sols des pelouses calcaires.

LOCALITÉS	PROF ^r	GRAVIER GROSS.	GRAVIER FIN	SABLE GROSS.	SABLE FIN	LIMON + ARGILE
1 <i>Festucetum</i> typique	5 cm.	0,0	23,1	46,5 (1)	41,5	12,0
rel. 4	10	10	51,0			
2 Idem, rel. 5	5	6	14,5			
3 <i>Xerobrometum</i> ,						
rel. 4.	5 cm.	15	22,5	48,8	37,0	14,2
4 Facies à <i>Brachypo-</i>	1 cm.	0,0	2,0	28,3	52,9	18,8
<i>dium</i> , rel. 4	15	6	13,6	41,5	34,6	13,9
5 <i>Mesobrometum</i> , rel. 3	5 cm.	0,0	0,0	11,1	63,7	25,2
6 Ass. <i>Chlora</i> et <i>Carex</i>						
<i>glauca</i> , rel. 1.	5 cm.	0,0	0,0	13,5	46,9	39,6

(1) Nous rappelons que la proportion de sable, limon et argile est donnée en pourcentage de terre fine (2 mm.).

3^o CONSTITUTION CHIMIQUE ET RÉACTION DU SOL.

Le calcaire est toujours présent dans les pelouses du *Bromion*, quoiqu'en proportion variable ; cette proportion augmente en effet avec la profondeur et varie avec les associations, comme le montrent les résultats suivants :

TABLEAU 20. — Teneur en carbonates et réaction des sols du *Bromion*.

	CARBONATES	pH
<i>Festucetum duriusculae</i> typique, 5 cm. (12 local)	65,4 à 54,5 %	7,6 - 7,9
— — — 10 cm. (10 local)	69,5 à 62,2	7,7 - 7,9
Facies à <i>Brachypodium</i> , 5 cm. (14)	66,6 à 30,3	7,5 - 7,8
— — — 10 cm. (11)	68,2 à 35,7	7,5 - 7,9
<i>Xerobrometum erecti</i> , 5 cm. (8)	63,8 à 58,2	7,5 - 7,7
<i>Mesobrometum erecti</i> , 5 cm. (10)	55,5 à 21,7	7,3 - 7,7
Ass. à <i>Chlora-Carex glauca</i> , 5 cm. (7)	14,5 à 9,1	7,0 - 7,4

Ces fortes variations sont dues à la différence de substratum, le calcaire corallien étant le plus riche, la craie marneuse et surtout la marne oxfordienne étant les plus pauvres. Par suite de la teneur en carbonates constamment élevée, de fortes variations de celle-ci n'amènent aucune modification de la composition floristique.

La réaction du sol est neutre ou alcaline, comme le montre le

tableau 20, et nous n'avons observé qu'une proportionnalité très approximative entre celle-ci et la teneur en carbonates, toujours en excès. La teneur en composés alcalins ne semble jouer de rôle direct dans le pH du sol que lorsque ceux-ci sont en proportion suffisante pour saturer les colloïdes.

La végétation du *Bromion* est calcicole-basiphile ou indifférente. Discuter le mode d'action du calcaire sortirait du cadre de notre étude ; cependant il fait remarquer que nous avons observé certaines caractéristiques de l'alliance sur des pelouses sableuses très pauvres en calcaire de l'*Artemisietum* et même sur des sables du Perche dépourvus de carbonates (*Potentilla reptans*, *Helianthemum vulgare*, *Pimpinella Saxifraga*, *Brachypodium pinnatum*) ; de même KRAUS (1911) a observé *Pulsatilla vulgaris* et *Hippocrepis comosa* sur sols entièrement décalcifiés ; cet auteur en conclut à l'influence prépondérante de la constitution physique du substratum ; d'après de nombreuses recherches plus récentes, il semble que la réaction du sol joue le rôle principal et que la plupart des « calcicoles » soient en réalité des espèces neutro-basiphiles.

Les mesures de pH faites par HAGÈNE aux environs de Dijon (1931), quoique au moyen de la méthode électrométrique, sont identiques aux nôtres, sauf en ce qui concerne les pelouses à *Brachypodium* qui sont plus acides (7,16). Même similitude dans le Jura méridional (QUANTIN, 1935), quoique les 5 mesures du *Mesobrometum*, comprises entre 7,3 et 6,9, soient inférieures aux nôtres. F. CHODAT (1924) a observé dans les garides et steppes-garides des environs de Genève, apparentées à nos pelouses calcaires, des pH de 7,0 à 7,7. Quant aux quelques dosages de carbonates et mesures de pH prises par R. de LITARDIÈRE (1928) dans le *Festucetum* de notre Domaine, ils sont aussi du même ordre que les nôtres, sauf en ce qui concerne les pelouses de Sèche-Bec en Charente-Inférieure, qui appartiennent à un autre groupement.

4° TENEUR EN HUMUS.

La quantité d'humus formé est en rapport avec la densité de la végétation ; presque absent du *Festucetum*, il devient relativement plus abondant dans le *Mesobrometum* et le facies à *Brachypodium* du *Festucetum* où il provoque le brunissement de l'horizon superficiel A₁. Nous avons obtenu les pourcentages suivants :

<i>Brachypodieto-Festucetum</i> typique, 5 cm.....	5,6 à 9,3 %	
— , 10 cm.....	2,0	3,8
Facies à <i>Brachypodium</i> , 5 cm.....	10,6	15,2
— , 10 cm.....	5,7	9,8
<i>Mesobrometum erecti</i> , 5 cm.....	15,5	19,2
Association à <i>Chlora</i> et <i>Carex glauca</i> , 5 cm.....	6,4	8,8

L'alcalinité, l'aération et la moyenne thermique élevée des sols des pelouses calcaires favorisent le développement des bactéries oxydantes qui détruisent la matière organique ; ce qui n'est pas détruit est humifié et saturé par la chaux en excès.

5° ESPACES PORIFÈRES, TENEUR ET CAPACITÉ EN EAU ET EN AIR.

Le sol trop grossier de la plupart des pelouses ne nous a pas permis la mesure de sa capacité en air et en eau, à cause des pierres et graviers trop abondants. Cependant une pelouse du *Mesobrometum* et le sol marneux de l'association à *Chlora* et *Carex glauca* nous ont fourni les résultats suivants :

TABLEAU 21. — Espaces porifères, capacité en air et en eau des pelouses xérophiles calcaires.

ASSOCIATIONS	DATES	CAPAC. EAU	CAPAC. AIR	ESPACES PORIFÈRES
Association à * <i>Chlora</i> et <i>Carex glauca</i> , rel. 1 .. .	31.XII.34	39,7 %	4,9	44,6
	16.VII.35	45,8	5,2	51,0
	10.X.35	43,0	5,6	48,6
<i>Mesobrometum</i> , rel. 3	16.IX.35	38,7	15,5	54,2

Les espaces porifères du sol du *Mesobrometum* sont importants par suite de la structure granuleuse des particules du sol provoquée elle-même par sa forte teneur en bases. Le sol argileux compact de l'association à *Chlora* et *Carex* a par contre des espaces porifères réduits, surtout pendant l'hiver. La capacité en eau est toujours faible, surtout dans le *Mesobrometum*, à cause de la faible teneur en colloïdes humiques. La capacité en air est par contre grande dans cette association par suite de la texture fortement granuleuse du sol.

La teneur en eau subit des variations considérables sous l'influence de nombreux facteurs, dont les principaux sont les agents

atmosphériques, la constitution physique du sol et la couverture végétale. Les moyennes observées (voir tabl. 22) sont, dans les pelouses continues, sensiblement supérieures à celles des pelouses ouvertes, par suite de la plus forte teneur en humus et de la végétation plus dense.

TABLEAU 22. — Teneur en eau des pelouses xérophiles calcaires.

ASSOCIATIONS	MINIMA	MAXIMA	MOYENNES
<i>Brachypodieto-Festucetum</i> typique ...	9,2°/o	32,1	20,9
Facies à <i>Brachypodium</i>	26,0	78,8	41,3
<i>Mesomobretum erecti</i>	28,5	50,2	40,8
Assoc. à <i>Chlora</i> et <i>Carex glauca</i>	19,5	38,6	29,5

Le sol des pelouses marneuses à *Chlora* subit les plus faibles variations, grâce à sa forte proportion d'argile colloïdale, mais subit en se desséchant un retrait qui provoque un fendillement de la surface. La teneur en eau de ces pelouses est beaucoup plus faible que celle des prairies méso-hygrophiles qui se constituent sur les mêmes sols grâce à l'affleurement de nappes, comme le montrent les mesures suivantes prises à 5 cm. de profondeur :

	21-VIII-34	31-XII-34
pelouse à <i>Chlora</i> et <i>Carex glauca</i> :	19,5°/o	34,1
prairie méso-hygrophile :	24,6	64,7

Le régime hydrique du sol diffère sensiblement suivant les associations et joue un rôle capital dans leur localisation. Mais la végétation à son tour modifie ce régime dans le sens d'une mésophilie plus grande par suite de l'accumulation de ses parties mortes et de la protection de ses strates vivantes.

En résumé, les caractères édaphiques des pelouses xérophiles calcaires jouent un rôle sélectif sur la végétation par leur sécheresse, comme les pelouses sableuses, quoique à un moindre degré, et diffèrent de celles-ci par une plus grande richesse nutritive qui permet l'établissement des espèces eutrophes et basiphiles.

3. FORMES BIOLOGIQUES

1° SPECTRE BIOLOGIQUE.

Le spectre biologique des associations du *Bromion* dans le Perche est le suivant (Phanérophytes et Muscinées non comprises) :

	<i>Festucetum Theroph.</i>	<i>Festucetum typique</i>	Facies à <i>Brachypod.</i>	<i>Xerobro- metum</i>	<i>Mesobro- metum</i>	Ass. à <i>Chlora</i> et <i>Carex</i>
Ch	20,0 (5 esp.)	17,9 (10)	18 (9)	14,8 (8)	8,7 (7)	20,0 (8)
H	32 (8)	57,1 (32)	60 (30)	63,0 (34)	62,3 (43)	65,0 (26)
G	0	14,2 (8)	14 (7)	14,8 (8)	21,7 (15)	10,0 (4)
T	48 (12)	10,8 (6)	8 (4)	7,4 (4)	7,3 (5)	5,0 (2)

Les nanophanérophytes, espèces oligotrophes et acidiphiles, sont absentes. Les chamaephytes ont leur plus forte proportion dans le groupement le plus découvert, le *Festucetum Therophytosum*, et dans l'association à *Chlora* et *Carex glauca*, plus ou moins discontinue ; ce sont des espèces thermophiles demandant pour la plupart une bonne teneur en matières nutritives ; aussi sont-elles très rares, comme nous l'avons vu, sur les pelouses sableuses oligotrophes du *Corynephoretum* alors qu'elles sont déjà en plus forte proportion sur celles de l'*Artemisietum* où le calcaire est présent ; leur raréfaction dans les pelouses continues du *Bromion* semble due à la concurrence de la strate herbacée supérieure dense.

Les hémicryptophytes forment spécifiquement plus de la moitié de la végétation, sauf dans le *Festucetum Therophytosum*, et sont quantitativement très dominantes ; leur proportion augmente avec la mésophilie croissante.

Les géophytes ont un maximum très marqué dans le *Mesobrometum*, où elles sont représentées surtout par des Orchidées, espèces sans dispositifs xéromorphes, riches en eau, demandant pendant leur croissance une humidité suffisante du sol, que seul leur offre le *Mesobrometum*. Les Thérophytes forment la majorité dans le *Festucetum Therophytosum*, groupement pionnier à végétation éparse. Mais c'est la forme chamaephyte qui est la forme biologique la plus caractéristique des pelouses calcaires, dont elle constitue 30% de l'ensemble des caractéristiques d'association et d'alliance.

2^o PÉRIODICITÉ.

Les chamaephytes et les hémicryptophytes assimilent la plupart toute l'année, mais avec un maximum estival plus ou moins prononcé. Les géophytes à tubercule sont vernales, de même que les thérophytes, à l'exception des deux caractéristiques *Gentiana amarella* et *Chlora perfoliata* qui germent la première à la fin du printemps et la seconde en été. Les espèces à assimilation vernale des pelouses se raréfient au fur et à mesure que la période de sécheresse estivale est moins marquée et sont toujours moins abondantes que dans les pelouses sableuses, nettement plus sèches en été.

4. CARACTÈRES ANTHROPOZOIQUES

1^o ACTION DES AN MAUX.

Le pâturage des bestiaux et des moutons qui s'exerce parfois sur les pentes faibles peut modifier profondément la végétation :

1^o la plupart des espèces sont réduites à un tapis ras et stérile ;

2^o quelques espèces délaissées, comme *Eryngium campestre*, se multiplient, ainsi que les espèces déprimées résistent au piétinement, comme *Plantago media* et *Hieracium Pilosella* ;

3^o des espèces subrudérales apparaissent, *Cirsium eriophorum*, *Carduus nutans*.

Dans certaines pelouses en bordure de bois, les lapins peuvent pulluler et provoquer des modifications, comme dans les pelouses sableuses, par la disparition et la régression de nombreuses espèces parmi lesquelles les jeunes arbustes, et la multiplication des espèces délaissées, comme les Muscinées, *Hypericum perforatum*, *Chlora perfoliata*, *Myosotis hispida* (1). Une influence identique des lapins sur les pelouses xérophiles calcaires a été notée par TANSLEY sur la craie des downs anglais (1911) et par ALLORGE dans le Vexin (1922).

2^o ACTION DE L'HOMME.

Presque toutes les pelouses calcaires du Perche doivent leur origine à une intervention humaine : déboisement, parfois fort ancien, plus rarement abandon de cultures. Elles sont très rarement l'objet d'une exploitation par la fauche. L'homme peut aussi les

(1) La multiplication du myosotis sur les pelouses broutées est due à leur multiplication par les lapins eux-mêmes, comme l'a observé RIDLEY (1931).

détruire dans un sens régressif par incendie, ou progressif par plantations de pins, que nous étudierons plus loin.

C. ÉVOLUTION DES PELOUSES XÉROPHILES CALCAIRES

Comme les pelouses sableuses, les pelouses calcaires sont à l'origine de séries progressives xérarches. Les pelouses primitives, succédant à un stade rocheux, sont très rares dans le Perche : elles appartiennent dans ce cas au *Festucetum duriusculæ*. Les pelouses d'origine artificielle appartiennent à des associations diverses : si le substratum est un sol superficiel très squelettique ou rocheux, c'est le *Festucetum* appauvri ou le *Xerobrometum* qui s'établit, ce dernier en particulier sur les déblais de carrières et les talus de routes, de caractère subrudéral ; si c'est un sol moins squelettique, susceptible de conserver quelque humidité, c'est le *Mesobrometum* ou le facies à *Brachypodium* du *Festucetum* qui se constitue.

La densité croissante de la végétation amène, comme nous l'avons vu, des conditions de plus en plus mésophiles. En outre, la concurrence augmente sous l'envahissement des Graminées à fort coefficient de sociabilité, *Bromus* et *Brachypodium* ; devant ces espèces agressives, les espèces basses des pelouses ouvertes, les thérophytes en particulier, disparaissent. Ainsi ce sont des facteurs à la fois écologiques et biotiques qui conduisent les pelouses à leurs stades terminaux du *Mesobrometum* et du facies à *Brachypodium* ; ces stades sont atteints plus rapidement sur les pentes exposées au Nord que sur les pentes Sud, par suite de leur moindre xérophilie.

Dès qu'un sol est constitué, le boisement est rendu possible, et des peuplements de coudriers acheminent les pelouses vers le groupement silvatique du *Querceto-Carpinetum calcarosum*.

CHAPITRE IV

LES ASSOCIATIONS AQUATIQUES ET SEMI-AQUATIQUES

Nous groupons dans ce chapitre les associations susceptibles de prospérer en milieu aquatique. Les unes sont confinées à ce milieu : ce sont les associations aquatiques proprement dites ; les autres, moins exclusives, peuvent prospérer sur un substratum soit constamment submergé, soit temporairement exondé : ce sont les associations semi-aquatiques.

ASSOCIATIONS AQUATIQUES

Les associations phanérogamiques exclusivement aquatiques s'observent dans le Perche en deux groupes de stations : les étangs et les cours d'eau. Seules les associations des étangs seront étudiées dans ce travail, après une étude topographique et hydrologique rapide de ces derniers.

I. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ÉTANGS DU PERCHE.

Les étangs du Perche, tous d'origine artificielle, sont encore au nombre de 44 dans les limites de ce territoire, malgré l'assèchement récent d'un certain nombre d'entre eux. Leur superficie varie de 40 hectares (grand étang de Bois-Vinet) à 1 hectare environ. Presque tous reposent sur l'argile à silex et les sables du Perche du haut-plateau situé au Nord et à l'Est ; certains sont à la base des sables, au contact du Cénomaniens marneux ; un seul est établi sur la marne oxfordienne (la Folle Entreprise près Mortagne). Leurs caractères varient selon ces différents substratums.

1° Les étangs constitués dans les légères dépressions des plateaux d'argile à silex sont alimentés par des suintements le plus souvent taris en été, si bien que leur niveau présente des oscillations saisonnières accentuées et qu'ils sont presque à sec lors des années arides. Leur lit est une grève en pente douce mélangée de

silex brisés et de sable, dont la partie centrale est plus ou moins limoneuse. Les eaux qui les alimentent sont très peu minéralisées, nettement acides, libres de composés alcalins et organiques, l'absence habituelle de cultures et d'habitations à leur voisinage ne modifiant pas leur composition primitive. Ces étangs appartiennent cependant à deux types différents selon la nature de la végétation qui s'établit sur leurs bords ; si celle-ci demeure éparse et ne laisse que peu de débris organiques, les eaux demeurent et l'étang est du type *oligotrophe* établi par THIENEMANN en Europe centrale et NEUMANN en Scandinavie, dont l'acidité varie dans notre territoire entre 5,0 et 6,3. Si par contre il s'établit une végétation turficole, de Sphaignes en particulier, l'eau est enrichie de matières organiques plus ou moins humifiées et prend une teinte brune ; l'étang devient alors tourbeux et de type *dysotrophe*, fortement acide : 5,0 à 5,3 dans le Perche (dans la partie centrale de la nappe).

2° Dans les vallées dont le fond est occupé par des sables du Perche colmatés, les étangs accusent des différences de niveau saisonnières beaucoup moins accentuées, par suite de l'importance de la nappe ou du cours d'eau qui les alimente. Leur lit est de sable limoneux et leurs eaux sont généralement d'autant plus minéralisées qu'ils sont plus encaissés, surtout lorsqu'ils atteignent la surface du Cénomanien marneux. De plus, ils sont souvent entourés de cultures, de prairies et d'habitations qui polluent leurs eaux. Aussi leur acidité est-elle très variable et passent-ils du type oligotrophe au type eutrophe par tous les intermédiaires (étangs *mésotrophes*). Les transitions entre ces deux extrêmes se voient par exemple dans la chaîne de six étangs qui forment le cours supérieur de l'Avre : l'étang supérieur est un étang à grève peu encaissé, entouré par la forêt, nettement acide (5,0) et oligotrophe ; l'étang inférieur, à 4 km. en aval, de niveau constant et à fond vaseux, entouré d'habitations, a ses eaux neutres (6,8) et du type eutrophe.

3° Quant à l'étang de la Folle-Entreprise, sur marne oxfordienne, son lit est une vase riche en substances organiques en décomposition ; ses eaux sont très minéralisées et basiques (7,4-7,6) : c'est un étang originellement *eutrophe*.

Nous verrons dans l'étude floristique qui va suivre qu'à ces trois types d'étangs — dystrophe, oligotrophe et eutrophe — correspondent des associations et des ceintures de végétation différentes.

II. LES ASSOCIATIONS AQUATIQUES DES ÉTANGS

Les deux associations exclusivement aquatiques que l'on rencontre dans les étangs du Perche, le *Myriophylletum alterniflori* et le *Myriophylletum verticillati*, partagent avec les autres associations des eaux douces stagnantes et courantes un certain nombre d'espèces en commun qui constituent les caractéristiques d'un groupe d'associations qu'on a appelé le *Potamion euro-sibiricum*. Ces deux groupements ayant été maintes fois analysés en Europe occidentale, nous les étudierons rapidement.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

a) Le *Myriophylletum alterniflori* trouve son maximum de richesse floristique dans la partie centrale des étangs oligotrophes et dystrophes (ph. 2, pl. XVIII), dont le tableau 23 donne des exemples pris dans le Perche et la Basse-Normandie primaire. On retrouve l'association à l'état fragmentaire dans les fossés de trop-plein et les réservoirs à poisson avoisinant les étangs, sous une variante à Characées dominantes, et dans les mares des plateaux d'argile à silex provenant d'anciennes fosses d'extraction.

b) Contrairement à l'association précédente, le *Myriophylletum verticillati* est mal représenté dans le Perche, par suite de sa localisation dans les étangs eutrophes qui y sont rares. Cette association n'est pas localisée aux masses d'eau stagnante ; on l'observe aussi dans les parties calmes des cours d'eau, ainsi que le montre le relevé 5 de notre tableau 24.

2. STRATIFICATION.

Les espèces des *Myriophylleta* se trouvent dans des conditions de milieu très différentes selon leur situation vis à vis de la nappe aquatique. Nous y distinguons les strates suivantes :

1° une *strate intraaquatique inférieure*, qui ne s'élève qu'à quelques centimètres au-dessus du fond, constituée par les Characées ;

2° une *strate intraaquatique supérieure*, s'élevant au voisinage de la surface, constituée par un benthos enraciné, ou *limnophytes*, ou *limnées* de Warming (*Potamogeton* div. sp., *Myriophyllum*, *Helodea*,

etc.) et par des espèces libres nageantes, ou *pleuston* de SCHRÖTER, *macroplankton* de CHODAT, hydrocharides de WARMING (*Ceratophyllum* et *Utricularia*);

3° une *strate flottante* à la limite des milieux aqueux et aérien, constituée encore par des limnées (*Nymphaeacées*, *Potamogeton* sect. *heterophylli*, etc.) et du *pleuston* (*Hydrocharis*, *Trapa*, *Lemna*);

TABLEAU 23. — *Myriophylletum alterniflori*.

1 : étang de Chaumont à la Trappe ; 2 : étang des Personnes au Mage ; 3 : étang du Haut-Plain à Moussonvilliers.
Basse-Normandie : 4 : étang de Vriigny, flanc nord du massif d'Ecouves ; 5 : étang du Mortier près Alençon.

	1	2	3	4	5
Substratum géol. :	M	M	M	S ¹	S ¹
pH :	6,0	. .	5,3	. .	. .
CARACTÉRISTIQUES :					
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	+	+	+	+	+
<i>Nitella translucens</i>	. .	+	. .	+	+
— <i>flexilis</i>	+	. .	. .	. .	+
— <i>batrachosperma</i>	+	. .	. .	. .	+
<i>Utricularia neglecta</i>	. .	. .	. .	. .	+
(<i>Nitella confervacea</i>)....	. .	. .	. .	+	. .
<i>Potamogeton trichoides</i>	. .	. .	. .	. .	. .
CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :					
<i>Nymphaea alba</i>	+	+	abt	+	+
<i>Polygonum amphibium aquaticum</i>	+	+	+	+	+
<i>Potamogeton natans</i>	+	+	+	+	+
<i>Nuphar luteum</i>	+	. .	+	. .	. .
<i>Myriophyllum spicatum</i>	+	. .	. .	+	. .
<i>Potamogeton lucens</i>	+	+	. .	. .	. .
<i>Trapa natans</i>	. .	+	. .	. .	. .
COMPAGNES PRINCIPALES :					
<i>Ranunculus aquatilis</i>	+	. .	. .	. .	+
<i>Roripa amphibia</i>	. .	. .	+	. .	+
<i>Potamogeton gramineus</i> var. <i>heterophyllus</i> ...	. .	+	. .	+	+
<i>Potamogeton pusillus</i>	. .	+	. .	+	+

Observés une fois : *Oenanthe Phellandrium* (5), *Potamogeton densus* (5), *P. crispus* (1), *P. rufescens* (1), *Zannichellia dentata* (2), *Potamogeton perfoliatus* (4), *Sagittaria sagittifolia* (1), *Helodea canadensis* (4), *Chara fragilis* (4).

TABLEAU 24. — *Myriophylletum verticillati*.

1 : étang de Bois-Vinet au Plessis-Dorin ; 2 : étang de la forge de Champrond près Vibraye ; 3 : étang du Gaillon à Randonnai.

Bas-Maine : 4 : étang des Rablais près Alençon ; 5 : la Sarthe à Saint-Céneri-le Gérei (Orne).

	1	2	3	4	5
Substratum géol. :	M	c ₄ m	e _v		
pH :	6,9	7,3	6,8	..	..
CARACTÉRISTIQUES :					
<i>Potamogeton crispus</i>	+	+	+	+	+
<i>Ranunculus divaricatus</i>	+	..	..	+	+
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	..	+	..	+	+
<i>Hydrocharis Morsus-ranae</i>	+	+	..	..	+
<i>Lemna trisulca</i>	+	+	..	..	+
<i>Limnanthemum peltatum</i>	abt	..	..	..	+
<i>Hottonia palustris</i>	..	..	..	+	+
<i>Utricularia vulgaris</i>	..	+	..	..	..
<i>Potamogeton pectinatus</i>	+	..	..	..	..
CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :					
<i>Nymphaea alba</i>	..	abt	+	+	+
<i>Nuphar luteum</i>	..	+	+	..	+
<i>Myriophyllum spicatum</i>	abt	..	+	+	+
<i>Polygonum amphibium aquaticum</i>	+	+	+	..	+
<i>Potamogeton natans</i>	+	+	+	+	+
— <i>lucens</i>	abt	..	+	..	+
<i>Trapa natans</i>	+	..	..	..	..
ACCESSOIRES PRINCIPALES :					
<i>Ranunculus aquatilis</i>	..	+	..	+	+
<i>Roripa amphibia</i>	+	..	..	+	+
<i>Oenanthe Phellandrium</i>	+	..	+	+	..
<i>Utricularia neglecta</i>	+	..	..	+	..
<i>Potamogeton gramineus</i> var. <i>heterophyllus</i>	+	..	..	+	..
<i>Zannichellia dentata</i>	+	..	..	..	+
<i>Chara fragilis</i>	+	..	..	+	(1)

(1) Et var. *delicatula* Ag.

Observés une fois : *Myriophyllum alterniflorum* (1), *Ceratophyllum demersum* (1), *Potamogeton perfoliatus* (1), *P. densus* (4), *P. pusillus* (4), *Sagittaria sagittifolia* (5), *Helodea canadensis* (5), *Glyceria fluitans* (3), *Nitella translucens* (4), *N. tenuissima* (4).

4^o enfin une *strate supraaquatique* très clairsemée et constituée par quelques espèces amphibies émergeant notablement du milieu aqueux, telles que *Roripa amphibia* et *Oenanthe Phellandrium*.

Ces quatre strates se superposent le plus souvent, aussi ne peut-on distinguer des associations comme le *Characetum*, le *Nymphaeetum*, etc., là où n'existent que des strates et des formes biologiques, en un mot, des « synusies » différentes. Nous nous rallions ainsi aux vues de WALO KOCH (1926) et d'ALLORGE et GAUME (1931).

3. AIRE GÉOGRAPHIQUE ET ORIGINE DE LA FLORE.

Les deux *Myriophylleta* sont constitués essentiellement par des espèces euro-sibériennes et même ubiquistes, auxquelles s'ajoutent deux espèces introduites, *Helodea canadensis* et *Trapa natans*. L'élément atlantique est représenté par *Myriophyllum alterniflorum*. Tandis que le *Myriophylletum alterniflori* est localisé à l'Europe occidentale par suite de l'aire subatlantique de sa caractéristique principale, le *Myriophylletum verticillati* a une vaste distribution géographique. Les deux associations sont répandues dans le Domaine atlantique où elles ont été mainte fois décrites.

B. SYNÉCOLOGIE

DES ASSOCIATIONS AQUATIQUES DES ÉTANGS

1. RÉGIME DES EAUX.

La condition primordiale de l'existence d'un *Myriophylletum* est une submersion constante. Les espèces ont leurs organes végétatifs entièrement en contact avec le milieu aqueux, qui leur offre des conditions maximum d'humidité; elles présentent vis à vis de ce milieu de multiples « adaptations » quant à leur mode de fixation, leurs appareils assimilateur et reproducteur, qui ont été souvent décrites (SCHRÖTER et KIRCHNER, 1896-1902; MAGNIN 1904; WARMING, 1909; PEARSALL, 1920, etc.). Ces espèces étroitement spécialisées au milieu aquatique disparaissent rapidement lorsque l'étang est asséché; seules se maintiennent les plantes amphibies de la strate supraaquatique du *Myriophylletum* et quelques espèces à feuilles flottantes comme *Polygonum amphibium*, *Potamogeton natans* et même *Nymphaea alba*.

2. VARIATIONS DE LA PROFONDEUR.

Avec la diminution de la profondeur, les strates décrites plus haut apparaissent dans l'ordre suivant :

1° la strate intraaquatique inférieure à Characées, très inconstante, formant la « zone characétifère » ;

2° la strate infraaquatique supérieure, formant la « zone potamétifère » (*Myriophylletum s. str.* de plusieurs phytogéographes) ;

3° la strate flottante, où *Trapa natans* s'observe généralement la première, puis les Nymphaeacées, divers potamots et *Polygonum amphibium*, constituant la « zone nupharétifère » (*Nymphaetum* de plusieurs descripteurs) ; enfin, sur la marge externe du *Myriophylletum verticillati*, en bordure de la scirpaie, se tiennent *Limnanthemum nymphoides* et *Hydrocharis*, la première formant à Bois-Vinet une ceinture dense d'un beau jaune en juillet ;

4° la strate supraaquatique, localisée également dans les parties les moins profondes et qui dominera dans la scirpaie.

Ainsi la profondeur règle la localisation de la végétation latéralement (zonation) et verticalement (stratification) en provoquant divers facies.

3. COMPOSITION CHIMIQUE DES EAUX.

Si le régime des eaux règle l'existence des *Myriophylletums*, leur composition joue le rôle essentiel dans leur extension respective.

Les caractéristiques du *Myriophylletum alterniflori* étant des oligotrophytes acidiphiles, cette association est localisée aux étangs oligotrophes et dystrophes, de pH=5,0-6,3.

Les caractéristiques du *M. verticillati* étant des eutrophytes neutro-basiphiles, ce groupement s'établit dans les étangs eutrophes, où le pH des eaux est de 6,8 à 7,6 dans le Perche. Les étangs de type intermédiaire mésotrophe, faiblement acide ou subneutre (6,6 à 7,1), renferment un *Myriophylletum* mixte.

4. CONSTITUTION CHIMIQUE DU SUBSTRATUM.

Celle-ci influe sur la composition des eaux, et directement sur la végétation enracinée. Dans les étangs oligotrophes, le sol est constitué d'éléments siliceux très pauvres en sels minéraux, tandis que dans les étangs originellement eutrophes, il est au contraire riche en éléments minéraux solubles, calcaire en particulier. Mais il existe des étangs dont l'eutrophie des eaux correspond à un substratum oligotrophe, cette eutrophie étant provoquée par l'action de l'homme comme nous le verrons plus loin.

5. CONSTITUTION PHYSIQUE DU SUBSTRATUM.

Le fond des étangs percherons, toujours vaseux lorsqu'ils sont

de type eutrophe, est parfois sablonneux dans ceux de type oligotrophe ; les analyses mécaniques suivantes, faites sur des échantillons prélevés sur le fond desséché de deux de ces derniers, font ressortir ces variations :

Ces différences de texture semblent peu importantes dans la localisation des espèces, sauf en ce qui concerne les Characées qui préfèrent les fonds vaseux.

6. INFLUENCE DE L'HOMME.

L'homme joue vis à vis du *Myriophylletum* un rôle conservateur lorsqu'il limite l'extension centripète de la scirpaie pour maintenir une grande surface d'eau libre. Mais son rôle peut devenir destruc-

TABLEAU 25. — *Analyses mécaniques du sol du Myriophylletum.*

LOCALITÉ	GROS GRAVIER	GRAVIER FIN	SABLE GROSSIER	SABLE FIN	LIMON + ARGILE
Étang de Monsuette	0	6 %	18,3	59,9	21,9
Étang de la Trappe	0	0	4,3	38,8	56,9

teur lorsqu'il détruit la végétation aquatique par le faucardage. Enfin, il peut agir comme agent transformateur par l'addition d'amendements piscicoles, la création d'abreuvoirs, d'habitations ou de lavoirs. Ainsi l'étang de Bois-Vinet, sur fond d'argile à silex, était primitivement oligotrophe, et ses ceintures externes de végétation ont conservé ce caractère dans certaines de leurs parties ; mais l'addition massive d'amendements piscicoles a minéralisé et neutralisé la masse de ses eaux (6,8 à 7,1), ce qui a permis le quasi remplacement du *Myriophylletum* oligotrophe par le *Myriophylletum* eutrophe, où *Myriophyllum alterniflorum* et *Utricularia neglecta* se voient encore en des endroits restreints.

L'évolution naturelle de l'ensemble des groupements des étangs sera traitée à la fin de ce chapitre.

LES ASSOCIATIONS SEMI-AQUATIQUES

Les associations semi-aquatiques ont une certaine plasticité vis à vis du régime des eaux, allant d'une submersion constante du sol à une émergence estivale prolongée. La plasticité de ces associations est due à ce que la plupart de leurs espèces sont des *amphibies*

ou *amphiphytes*, n'ayant jamais que leurs parties inférieures sous l'eau. Malgré ce caractère écologique commun, la plupart de ces associations diffèrent beaucoup par leur végétation et leur localisation topographique, aussi les étudierons-nous séparément.

I. SCIRPETUM FLUITANTIS et HELODETO-SPHAGNETUM.

Ces deux associations ont été décrites pour la première fois par ALLORGE, la première dans les mares siliceuses du Vexin français sous le nom d'association à *Scirpus fluitans* et *Potamogeton polygonifolius* (1922) qui est une intrication avec d'autres groupements,



Fig. 7. — Profil des ceintures de végétation d'une mare siliceuse sur un plateau d'argile à silex du Perche (Forêt de Montmirail).

la seconde dans les tourbières à Sphaignes du massif de Multonne sous le nom de « vasques et couloirs aquatiques à *Helodes palustris* et *Potamogeton polygonifolius* » (1924-25).

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

a) Le *Scirpetum fluitantis* est localisé dans le complexe des mares et étangs oligotrophes ; mais alors qu'il est fréquent dans la partie centrale des mares artificielles des plateaux d'argile à silex (fig. 7), il est beaucoup plus rarement bien développé sur les grèves des étangs où il prend place entre l'*Helochareto-Litorelietum* vers l'extérieur et la scirpaie ou le *Myriophylletum* vers l'intérieur.

b) L'*Helodeto-Sphagnetum* entre dans deux complexes différents :

1° dans les ruisselets et vasques sans profondeur des tourbières à Sphaignes ;

2° en bordure des étangs dystrophes où elle s'établit entre la scirpaie ou le *Myriophylletum* et les ceintures extérieures de végétation, sous deux variétés écologiques, l'une immergée, l'autre émergée (voir phot. 1, pl. XIX).

Le tableau 26 donne la composition floristique du *Scirpetum*,

TABLEAU 26. — *Scirpetum fluitantis*.

1 : forêt de Montmirail, mare artificielle sur l'argile à silex ; 2 : Soligny-la-Trappe, idem ; 3 : grève de l'étang de Rudelande à la Poterie-au-Perche.
Basse-Normandie : 4 : étang du Mortier près Alençon, ancien réservoir à poisson.

	1	2	3	4
pH :	6,5	. .	5,2	. .
Surface en mq. :	25	5	16	50
CARACTÉRISTIQUES D'ASSOCIATION ET D'ALLIANCE :				
<i>Juncus supinus fluitans</i>	3 3	. .	1 2	1 3
<i>Scirpus fluitans</i>	. .	4 4	1 3	4 4
(<i>Ranunculus hololeucos</i>).....	. .	. .	. .	2 2
<i>Helosciadium inundatum</i>	. .	. .	† .	. .
<i>Pilularia globulifera natans</i>	. .	. .	3 3	. .
COMPAGNES :				
<i>Alisma Plantago</i>	2 2	+ .	† .	. .
<i>Ranunculus Flammula</i>	1 2	+ .	. .	. .
<i>Lycopus Europaeus</i>	1 2	† .	. .	. .
<i>Veronica scutellata</i>	. .	† .	. .	+ .
<i>Mentha aquatica</i>	1 2	1 2	. .	. .
<i>Utricularia neglecta</i>	2 3	. .	. .	1 2
<i>Juncus silvaticus</i>	. .	1 2	. .	† .
<i>Glyceria fluitans</i>	3 4	1 3	. .	. .
<i>Carum verticillatum</i>	. .	† .	. .	. .
<i>Galium palustre</i>	. .	† .	. .	. .
<i>Salix cinerea</i>	. .	(† .)	. .	. .
<i>Alisma natans</i>	. .	† .	. .	. .
<i>Typha latifolia</i>	. .	(+ .)	. .	. .
<i>Heleocharis palustris</i>	. .	. .	. .	+ .
<i>Agrostis canina</i>	. .	† .	. .	. .
<i>Molinia caerulea</i>	. .	. .	. .	† .
<i>Nitella translucens</i>	. .	. .	. .	† .
<i>Chara</i> sp.....	1 3	. .	. .	. .

alors que les tableaux 27, 28 et 29 donnent celle de l'*Helodeto-Sphagnetum* des tourbières et des étangs sous ses deux variétés.

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

a) Les caractéristiques du *Scirpetum* ne sont pas exclusives : *Helosciadium inundatum* se voit sous une forme *terrestris* sur les

TABLEAU 27. — *HELODETO-SPHAGNETUM*
Variété des tourbières à Sphaignes.

1 : tourbière de la Grande Trappe ; 2, 3 : tourbière de Gannes à l'Hôme-Chamondot ; 4 : tourbière de Culoiseau à Moutiers-au-Perche.
Basse-Normandie : 5 : ancien étang de la Ferrière-Béchet, flanc nord du massif d'Ecouves.

	1	2	3	4	5
pH :	5,3	5,2	..	..	..
Surface en m ² :	4	4	..	..	6
CARACTÉRISTIQUES D'ASSOCIATION ET D'ALLIANCE :					
<i>Helodes palustris</i>	3 3	+	+	..	4 1
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	..	+	+	dt.	2 3
<i>Sphagnum Gravetii</i>	..	+	+	-	2 3
<i>Malaxis paludosa</i>	..	..	..	..	..
COMPAGNES :					
<i>Juncus silvaticus</i>	2 2	+	+	-	..
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	..	+	-	..	1 1
<i>Erica tetralix</i>	..	..	+	-	..
<i>Carum verticillatum</i>	1 1	+	..	..	..
<i>Molinia caerulea</i>	..	+	..	..	1 2
<i>Sphagnum recurvum</i>	..	+	+	..	..
<i>Drosera rotundifolia</i>	..	..	..	..	1 2
<i>Potentilla erecta</i>	..	..	+	..	..
<i>Wahlebergia hederacea</i>	..	..	+	..	..
<i>Juncus supinus</i>	+	..	..	..	..
<i>Carex ampullacea</i>	..	+	..	..	..
<i>Carex Oederi</i>	..	..	..	+	..
<i>Anagallis tenella</i>	..	..	..	..	3 2
<i>Pedicularis silvatica</i>	..	..	+	..	..
<i>Menyanthes trifoliata</i>	..	..	..	+	..
<i>Campylytum stellatum</i>	..	..	..	..	1 2
<i>Philonotis fontana</i>	1 3	..	..	..	..
<i>Sphagnum subsecundum</i>	3 3	..	..	..	..
<i>Aneura pinguis</i>	+	..	..	..	..

grèves exondées ; *Juncus supinus fluitans* existe dans le facies submergé de l'*Helodeto-Sphagnetum* des étangs ; quant à *Ranunculus hololeucos* et *Scirpus fluitans*, ils ont été observés dans les vasques à *Helodes* des tourbières. Deux des caractéristiques, *Pilularia natans* et *Juncus fluitans*, ne sont que des formes amphibies de constituants du *Litorelletum*. Les accessoires sont surtout des espèces des associations limitrophes, appartenant au *Myriophylletum* dans les par-

TABLEAU 28. — *HELODETO-SPHAGNETUM*

Variété des étangs, facies temporairement exondé.

1 : étang des Boustières en forêt de Longny ; 2 : petit étang en forêt de Montmirail ; 3 : étang de la Fenderie en forêt de Vibraye ; 4 : étang de la Mareau-Loup, *idem*.

Maine et Basse-Normandie : 5 : étang-neuf à la Flèche ; 6 : mare Bourbonnière, landes de Lessay (Manche).

	1	2	3	4	5	6
pH :	4,4	4,6	. .	4,6	. .	. .
Surface en mq. :	25	25	16	16	10	16
CARACTÉRISTIQUES D'ASSOCIATION ET D'ALLIANCE :						
<i>Helodes palustris</i>	2 1	. .	3 3	3 3	4 4	4 3
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	+	. .	. .	. .	2 2	3 2
<i>Sphagnum Gravetii</i>	. .	4 4	. .	. .	2 3	4 4
<i>Sphagnum cuspidatum</i> var. <i>plumosum</i>	. .	. .	. .	. .	. .	1 3
<i>Scirpus fluitans</i>	. .	. .	1 3	. .	. .	. .
COMPAGNES PRINCIPALES :						
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	3 2	2 1	2 1	2 1	. .	3 2
<i>Juncus silvaticus</i>	+	1 2	1 3	. .	2 2	. .
<i>Juncus supinus</i>	4 4	5 4	. .	. .	1 2	. .
<i>Heleocharis multicaulis</i>	1 2	. .	3 3	4 3	. .	+
<i>Heleocharis palustris</i>	. .	2 2	. .	+	. .	. .
<i>Ranunculus flammula</i>	. .	1 1	. .	. .	+	. .
<i>Alisma ranunculoides</i>	1 1	1 2	. .	. .	. .	. .
<i>Agrostis canina</i>	1 2	. .	. .	. .	. .	+
<i>Molinia caerulea</i>	. .	. .	. .	1 2	. .	1 1
<i>Sphagnum subsecundum</i>	3 4	. .	. .	4 4	. .	. .

Observés une fois : *Carum verticillatum* (1), *Galium palustre* (3), *Veronica scutellata parnularia* (2), *Utricularia neglecta* (4), *Alisma Plantago* (2), *Juncus tenageia* (1), *Carex vesicaria* (3), *C. stricta* (5), *Sphagnum cymbifolium* (3).

tie les plus profondes et à l'*Heleochareto-Litoretletum* dans les parties exondées (1).

b) La seule espèce exclusive de l'association est *Malaxis paludosa*, localisé dans la variété de tourbière, où il est très rare (la Trappe, où nous ne l'avons pas retrouvé); les autres caractéristiques

TABLEAU 29. — *HELODETO-SPHAGNETUM*

Variété des étangs, facies inondé.

1 : étang de la Mare-au-Loup en forêt de Vibraye.

Maine et Basse-Normandie : 2 : étang de la Roierie à la Flèche ; 3 : mare de Mathon, landes de Lessay.

	1	2	3
pH :	4,8	. .	. .
Surface en mq. :	12	9	9
CARACTÉRISTIQUES D'ASSOCIATION ET D'ALLIANCE :			
<i>Helodes palustris</i>	4 3	3 3	1 3
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	3 2	+ .	1 2
<i>Utricularia minor</i>	. .	3 4	3 3
<i>Juncus supinus fluitans</i>	3 3	. .	. .
COMPAGNES :			
<i>Utricularia neglecta</i>	1 1	. .	+ .
<i>Juncus silvaticus</i>	. .	3 2	2 2
<i>Heleocharis multicaulis</i>	2 2	. .	2 3
<i>Nymphaea alba</i>	. .	+ .	. .
<i>Molinia caerulea</i>	. .	1 2	. .
<i>Phragmites communis</i>	. .	. .	+ .
<i>Scorpidium scorpioides</i>	. .	. .	1 3

sont constantes et dominantes. Le cortège d'accessoires différant légèrement dans nos trois tableaux constitue des variétés de l'association.

3. STRATIFICATION ET FACIES.

Les espèces appartenant exclusivement aux strates infra-aquatique et flottante des facies submergés des deux associations sont rares; ce sont les Muscinées, les Characées et les Utriculaires

(1) L'association à *Scirpus fluitans* et *Potamogeton polygonifolius* décrite dans le Vexin par ALLORGE (1922) et le *Myriophylletum verticillati* sous-assoc. à *Helosciadium inundatum* de la forêt de Fontainebleau (DENIS, 1925) sont des intrusions du *Scirpetum* avec des éléments du *Myriophylletum* et de l'*Helodeto-Sphagnetum*.

pour la première strate, *Alisma natans* pour la seconde. La plupart participent à une strate supra-aquatique basse, mais dense et gazonnante, dominée par *Juncus supinus*, *Scirpus fluitans* ou *Pilularia* dans le *Scirpetum*, par *Helodes palustris*, *Potamogeton polygonifolius* ou les Sphaignes dans l'*Helodeto-Sphagnetum*. Une strate supra-aquatique élevée est à peine représentée par les grandes espèces sociales du *Scirpeto-Phragmitetum*.

4. AIRE DES ASSOCIATIONS.

a) Le *Scirpetum* renferme 5 atlantiques sur les 23 espèces du tableau, soit 21,7% ; parmi elles, 3 sont caractéristiques ; *Scirpus fluitans*, autre caractéristique, trouve sa plus grande abondance dans le Domaine atlantique. C'est donc une association nettement atlantique, particulièrement répandue sur le Massif armoricain où elle s'enrichit de deux autres caractéristiques appartenant à cet élément : *Ranunculus tripartitus* et *Airopsis agrostidea*.

b) L'*Helodeto-Sphagnetum* est également atlantique ; *Helodes palustris* appartient à cet élément ; la présence d'une relique circum-boréale, *Malaxis paludosa*, y est à signaler.

B. CARACTÈRES SYNÉCOLOGIQUES

1. RÉGIME DES EAUX.

a) Le *Scirpetum* trouve son optimum écologique en milieu inondé peu profond ; les exondations constituent des phases défensives où il est exposé à l'envahissement d'espèces moins hygrophiles. Sur les grèves d'étangs en particulier, les fluctuations saisonnières des eaux le défavorisent à l'avantage de l'*Heleochareto-Litorelletum*.

b) L'*Helodeto-Sphagnetum* est moins aquatique que l'association précédente ; dans les étangs, aux endroits où la hauteur d'eau estivale dépasse 20 cm., on l'observe sous sa variété submergée privée de Sphaignes ; dans ses parties émergées il réclame une forte humidité.

La végétation caractéristique de ces deux associations a une grande plasticité vis à vis des variations hydrostatiques : les Sphaignes, *Helodes*, *Scirpus fluitans*, *Juncus supinus*, *Pilularia*, etc., vivent aussi bien dans des eaux relativement profondes que sur un substratum émergé, sous des formes stationnelles différentes bien connues ; les Sphaignes, qui sont couvertes dans l'air d'une mince

pellicule d'eau, vivent en somme en milieu constamment aquatique ; quant aux espèces infraaquatiques et flottantes, elles régressent lors des exondations.

2. CONSTITUTION PHYSIQUE DU SUBSTRATUM.

Le substratum habituel du *Scirpetum fluitantis* est constitué d'éléments grossiers, sableux ou graveleux, les fonds vaseux favorisant l'extension des grandes hélophytes sociales qui le détruisent.

L'*Helodeto-Sphagnetum* s'observe par contre sur substratum tourbeux constitué par sa propre végétation, en particulier par les Sphaignes ; dans les étangs, il édifie à la surface des grèves un enduit tourbeux compact et mélangé d'éléments minéraux.

3. COMPOSITION CHIMIQUE DES EAUX ET DU SUBSTRATUM.

a) Comme le *Myriophylletum alterniflori* qu'il accompagne souvent, le *Scirpetum* appartient aux milieux acides et très peu minéralisés ; deux mesures du pH nous ont révélé une acidité de 6,5 (rel.1) et 5,3 (rel. 3), montrant une grande amplitude ionique de l'association. Ses constituants sont des oligotrophytes acidiphiles.

b) L'*Helodeto-Sphagnetum* vit dans un milieu dystrophe et fortement acide qu'il contribue à constituer lui-même par l'accumulation de tourbe et par ses Sphaignes vivantes qui jouent un rôle important dans l'acidification du milieu. Ainsi l'eau d'imprégnation de la tourbe et des Sphaignes est toujours plus acide que celle de l'eau libre des étangs, comme le montrent les résultats suivants :

TABLEAU 30. — Acidification des eaux par l'*Helodeto-Sphagnetum*.

LOCALITÉS :	EAU LIBRE	EAU D'EXPRESSION	
		DE LA TOURBE	DES SPAIGNES
Étang des Boustières, rel. 1	5,0	4,5	4,4
Étang de Montmirail, rel. 2	5,3	4,6	4,6
La Mare-aux-Loups, rel. 4	5,2	4,5	4,6

Il en est de même des vasques et ruisselets des Bruyères à Sphaignes dont l'eau accuse une acidité de 5,1 à 5,3 d'après nos mesures. Les résultats obtenus par ALLORGE dans ce même groupement sont légèrement supérieurs : 5,5 à 5,7 dans le massif de Muttonne (1925) et 5,7 à 5,9 à la Rhune (1925).

En résumé, si les deux associations se rapprochent par leur

régime hydrostatique et leur caractère acidiphile, l'*Helodeto-Sphagnetum* se distingue par son substratum tourbeux et son acidiphilie plus grande.

II. HELEOCHARETO-LITORELLETUM ATLANTICUM.

Cette association a été décrite pour la première fois par GADECEAU au lac de Grandlieu (1909) qui y distinguait deux groupements, un *Heleocharetum* et un *Littorelletum*. Elle a été souvent décrite et étudiée depuis sous différentes appellations.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

L'*Heleochareto-Littorelletum* est localisé sur les grèves des étangs oligotrophes et mésotrophes, alternativement exondées et submergées ; il est bordé habituellement à sa limite intérieure par la scirpaie et à sa limite externe par la cariçaie et les ceintures externes de végétation (phot. 1, pl. XVIII).

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Si les caractéristiques sont abondantes, comme le montre le tableau floristique 31, aucune n'est exclusive. Elles transgressent dans les associations voisines et certaines se retrouvent même hors du complexe des étangs : *Heleocharis multicaulis* dans le *Rhynchosporietum*, *Veronica scutellata* et *Polygonum minus* dans le *Cicendietum* des sentiers siliceux humides.

3. STRATIFICATION ET FACIES.

Au-dessus d'une strate muscinale très sporadique se voit une strate herbacée à plusieurs niveaux : un niveau inférieur constitué de petites espèces rosettées et rampantes, un niveau moyen et un supérieur, ce dernier très clairsemé comprenant des joncs et des carex. Selon l'espèce dominante, on distingue des facies de physionomie très tranchée ; les plus répandus sont : 1° les gazons bas et discontinus de *Littorella uniflora*, de type « isoëtoïde » ; 2° les brosses à *Heleocharis*, plus élevées et plus continues, d'un vert sombre luisant, du type « joncoïde » ; 3° les facies plus rares à *Juncus supinus* en prairies basses et rougeâtres, et à *Pilularia* en gazons courts et très discontinus.

TABLEAU 31. — *Heleocharis-Litorelletum*.

1, 7, 9 : étang de Rudelande à la Poterie-au-Perche ; 2, 8 : étang de Monsuette, *idem* ; 3, 4 : étangs de la Trappe ; 5, 10, 11, : étang de Bois-Vinet au Plessis-Dorin ; 12 : mare de la forêt de Montmirail sur l'argile à silex.

Basse-Normandie : 6, 13 : étang des Rablais près Alençon.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
pH :	5,1	5,0	6,0	5,8	6,4	.	5,1	5,0	.	6,3	.	.	.
Surface en m ² :	16	10	2 5	25	25	50	6	9	1 6	20	20	6	25
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
CARACTÉRISTIQUES :													
<i>Heleocharis palustris</i>	.	.	.	1 2	1 2	.	2 2	.	4 4	4 4	5 4	3 4	5 4
<i>Littorella lacustris</i>	5 4	4 4	4 4	4 3	4 4	5 5	+	.	.	.	.	.	.
<i>Veronica scutellata parmularia</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1 1	1 2	+	.
<i>Heleocharis acicularis</i>	1	3	1 2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Alisma ranunculoides</i>	+ ¹	.	.	.	1 1	.	.	.	.	1 1	.	.	1 1
<i>Alisma natans</i>	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Veronica scutellata</i>	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polygonum minus</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Danthonium stellatum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Heleocharis multicaulis</i>	+	.	.	.	.	1 2	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pitularia globatifera</i>	.	.	.	.	5 5	.	.	.	.	.	.	.	.

COMPAGNES PRINCIPALES :

[illegible]

(1) Et *var. repens*. (2) Et $\times$ *Mentha sativa* L.

Observés une fois : *Linum catharticum* (6), *Elatine hexandra* (2), *Peplis Portula* (8), *Thrincla hirta* (6), *Bidens tripartitus* (9), *Citendia filiformis* (6), *Polygonum amphibium terrestre* (3), *Lysimachia nummularia* (11), *Salix cinerea* (jeunes pousses) (8), *Scirpus fluitans* (3), *Carex disticha* (5), *Glyceria fluitans* (9), *Deschampsia setacea* (4), *Agrostis canina* (12), *Drepanocladus aduncus* (5).

L'abondance des accessoires et accidentelles est lié à la densité de la végétation, les facies discontinus comme celui à *Litorella* ayant une composition floristique plus riche et plus hétérogène que les facies fermés comme celui à *Heleocharis*.

4. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

L'*Heleochareto-Litorelletum* est une association de caractère atlantique accentué : 9 espèces appartiennent à cet élément, dont 3 caractéristiques (*Alisma ranunculoides*, *Heleocharis multicaulis*, *Pilularia globulifera*), soit 17% de l'ensemble. Ce caractère s'accroît au sud du Perche par l'apparition des caractéristiques *Juncus heterophyllus* et *Ptychotis Thorei*. L'élément subméditerranéen est représenté par le rare *Damasonium stellatum*.

L'association a son développement optimum dans le secteur armorico-aquitain ; vers le Nord et vers l'Est, elle passe à des groupements homologues de caractère atlantique très affaibli, mais conservant un nombre de caractéristiques communes suffisant pour les faire entrer dans le même groupe d'associations (*Litorellion uniflorae* de KOCH, 1926).

B. SYNÉCOLOGIE

DE L'HELEOCHARETO-LITORELLETUM

1. CONSTITUTION PHYSIQUE DU SOL.

La partie supérieure des grèves est constituée d'éléments grossiers, sables et graviers, tandis que les parties déprimées ainsi que la queue des étangs oligotrophes sont formées en surface de matériaux fins. La localisation des divers facies est surtout due à ces différences de texture : les facies à *Litorella* et à *Pilularia* couvrent les sols grossiers, tandis que le facies à *Heleocharis*, avec ses rhizomes traçants, préfère les sols vaseux, accompagné d'hélophytes comme les *Mentha*, *Lythrum*, *Polygonum lapathifolium* ; le facies à *Juncus supinus* semble par contre indifférent (1).

2. RÉGIME DES EAUX ET HUMIDITÉ DU SOL.

C'est l'association qui subit les plus grandes et les plus fréquentes variations hydrostatiques, en particulier dans les étangs des plateaux d'argile à silex alimentés temporairement et à grèves de

(1) Hors du Perche, nous avons observé des facies à *Lotus tenuis* et à *Veronica scutellata* nains localisés sur sables et graviers secs (LEMÉE, 1929).

pente très douce ; c'est précisément dans ces étangs que l'*Heleochareto-Litorelletum* est le plus largement développé.

L'humidité du sol exondé varie avec son niveau au-dessus des eaux ; tous les intermédiaires se trouvant depuis la partie inférieure, saturée, jusqu'à la partie supérieure de la grève, desséchée en surface ; les mesures suivantes de teneur en eau prises à une profondeur de 1 à 2 cm. (étang de Rudelande) en donnent des exemples :

à 1 m. de l'eau, facies à *Litorella* : 35,5% ;

à 3 m., même facies : 22,0% ;

à 6 m., bordure du *Magnocaricetum* : 8,4%.

Ces mesures ont été prises sur sol sableux ; mais la teneur en eau augmente avec la proportion d'éléments fins, comme le montre l'exemple suivant (1-2 cm.) : sol sableux grossier, facies à *Litorella* : 22,0% ; sol limoneux, même niveau, facies à *Heleoch.* : 43,8%.

Même à la partie supérieure des grèves, l'humidité augmente rapidement avec la profondeur, de telle sorte que les espèces à système racinaire profond ont toujours une quantité d'eau suffisante à leur disposition.

De telles variations hygrométriques constituent pour la végétation un facteur limitant ; celle-ci doit présenter vis à vis de ce facteur une grande amplitude écologique, s'accompagnant chez certaines espèces d'une plasticité morphologique plus ou moins accentuée.

Les espèces qui ont la plus grande amplitude écologique se voient également à tous les niveaux de l'association ; tels *Litorella lacustris*, *Alisma ranunculoïdes*, les *Heleocharis*, les deux premiers entièrement submergés. D'autres, plus spécialisées, trouvent leur optimum en milieu aquatique, en particulier *Alisma natans*, *Damasonium stellatum*, *Glyceria fluitans*, *Elatine hexandra*, etc. D'autres sont nettement aériennes ; ainsi *Polygonum minus*, *Gnaphalium luteo-album*, *Veronica scutellata* ne se développent que sur la grève exondée, plus ou moins mélangées d'espèces du *Cicendietum* et de l'*Agrostidetum caninae*.

3. CONSTITUTION CHIMIQUE DES EAUX ET DU SOL.

L'*Heleochareto-Litorelletum* a son maximum de développement en milieu oligotrophe, de pH 5,0 à 6,3. Dans les étangs primitivement oligotrophes que l'homme a acheminés vers le type eutrophe, comme celui de Bois-Vinet (pH=6,8), les caractéristiques dispa-

raissent, *Heleocharis multicaulis* est remplacé par *H. palustris* et des espèces nitratophiles comme *Lysimachia nummularia* apparaissent.

4. INFLUENCE DE L'HOMME.

L'homme joue un rôle conservateur en limitant par la fauche l'extension des grandes espèces sociales envahissantes et destructrices de l'association. Mais il peut avoir un rôle destructeur en enrichissant le milieu en sels alcalins et organiques par l'apport d'amendements piscicoles, le chaulage des cultures voisines, le voisinage de fermes.

L'*Heleochareto-Litoretum* tend alors, comme nous l'avons vu vers des peuplements d'*Heleocharis palustris* sans caractéristiques ou, localement, est supplanté par le *Bidentetum tripartiti*, association erratique nitratophile. Nous n'avons pas observé dans le Perche l'action du pâturage.

En résumé, l'*Heleochareto-Litoretum* est caractérisé écologiquement par sa localisation en milieu acide oligotrophe, sur substratum minéral subissant de nombreuses variations hydrostatiques vis à vis desquelles il trouve son optimum en milieu exondé très humide.

III. RHYNCHOSPORETUM ALBAE.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Le *Rhynchosporetum* est lié au complexe des tourbières à Sphaignes où il occupe de petites dépressions mouillées au moins en hiver, à fond généralement tourbeux, entourées par des bombements de Sphaignes ou des prairies de molinie.

Dans le Perche, le *Rhynchosporetum* est localisé dans les grandes tourbières de pente des sables du Perche où il n'occupe que des surfaces très restreintes ; nous l'avons observé autour d'un seul étang dystrophe (la Mare-au-Loup) dans de petites dépressions de la ceinture externe de *Molinia*.

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Parmi les caractéristiques de l'association (voir tableau 32),

Lycopodium inundatum et *Rhynchospora fusca* sont seules exclusives ; mais la première, signalée jadis à la Trappe, n'y a pas été retrouvée, et la seconde n'a jamais été observée dans le Perche.

Parmi les Muscinées accessoires, la dominance appartient soit aux Sphaignes de la tourbière acide, soit aux Hypnacées de la tourbière neutro-alkaline, très rarement en mélange ; ces différences constituent deux variétés de l'association, d'origine écologique comme nous le verrons plus loin.

3. STRATIFICATION.

La strate muscinale est généralement subcontinue, mais toujours moins épaisse que dans la Bruyère à Sphaignes proprement dite. La strate herbacée-suffrutescente est toujours discontinue ; on peut y distinguer un niveau inférieur d'espèces rosettées (*Drosera*, *Pinguicula*) et rampantes (*Lycopodium*, *Anagallis*).

4. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

Les caractéristiques de l'association comprennent deux atlantiques (*Heleocharis multicaulis* et *Drosera intermedia*) qui forment avec les accessoires 23% de la végétation phanérogamique, et trois circumboréales (*Lycopodium inundatum* et les deux *Rhynchospora*) auxquelles s'ajoutent des Sphaignes et des Hypnacées. Nous considérons le *Rhynchosporietum* comme un groupement d'origine circumboréale de caractère relictuel, fortement imprégné par l'élément atlantique.

Les nombreux relevés qui en ont été effectués dans toute son aire, comprenant le Domaine atlantique et une partie du Domaine médio-européen, font ressortir sa grande uniformité floristique, comme l'ont remarqué ALLORGE et GAUME (1931). Dans les régions montagnardes de son aire, il passe à un groupement de caractère purement boréo-montagnard, le *Caricetum limosae*.

B. SYNÉCOLOGIE DU RHYNCHOSPORETUM

1. HUMIDITÉ DU SUBSTRATUM.

Celle-ci est des plus variables ; certaines cuvettes demeurent constamment inondées et peuvent garder dans leur partie centrale une profondeur atteignant 20 cm. (rel. 13) ; d'autres sont exondées au moins pendant l'été, mais conservent une certaine humidité malgré leur sécheresse apparente, grâce à leur substratum tourbeux ;

TABLEAU 32. — *Rhynchosporëum albæ*.

1, 2 16, 17 : tourbière de Gannes à l'Hôme-Chamondot ; 3 : tourbière de Brotz, *Idem* ; 4, 5, 6 : la Grande Trappe ; 7, 11, 12, 14, 15 : tourbière de Culoiseau à Moutiers ; 8 : bords de l'étang de la Mare-au-Loup en forêt de Vibraye ; 13 : tourbière des Minières à Regnalard.

Basse-Normandie : 9 : landes de Lessay, à Mathon ; 10 : landes de Romagny près Mortain.

	pH :	FACIES A SPHAIGNES										FACIES A HYPNACÉES						
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
		5,2	5,0	5,5	—	—	—	5,3	4,8	—	—	5,1	—	6,0	—	5,4	5,2	—
CARACTÉRISTIQUES :																		
H	<i>Rhynchospora alba</i>	3	2	3	2	3	3	2	3	1	2	—	2	2	—	—	—	—
Grh	<i>Heleocharis multicaulis</i>	3	3	2	3	2	—	—	3	3	2	2	3	3	—	—	2	2
H	<i>Drosera intermedia</i>	—	—	—	—	—	—	—	2	2	2	1	2	1	2	2	1	—
Gt	<i>Spiranthes aestivialis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	1
Gh	<i>Lycopodium inundatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	1	2	—	—	—
M	<i>Sphagnum cuspidatum</i>	—	—	—	—	—	—	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
H	<i>(Rhynchospora fusca)</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—
COMPAGNES PRINCIPALES :																		
H	<i>Drosera rotundifolia</i>	1	1	1	2	1	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Nph	<i>Erica tetralix</i>	—	2	1	2	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	1	2	+
H	<i>Molinia caerulea</i>	—	2	2	—	—	2	2	1	2	3	3	2	1	1	2	+	—
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	1	2	—	1	2	—	—	3	2	—	1	2	—	—	—	—	—
H	<i>Carex echinata</i>	—	—	—	—	—	2	2	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—
M	<i>Sphagnum Gravelii</i>	—	—	1	3	—	—	4	3	1	3	2	3	3	—	—	1	2

le minimum de teneur en eau que nous ayons relevé est de 66% du poids sec (rel. 8).

L'association présente des variations floristiques selon que la cuvette est exondée ou inondée pendant la période de végétation :

1° Dans les cuvettes submergées dominent les Muscinées hydrophiles (*Sphagnum* div. sp., *Hypnum scorpioides*) qui peuvent remplir la dépression jusqu'à la surface de l'eau ; les Phanérogames pouvant supporter une existence amphibie y sont seules présentes ;

2° Les dépressions émergées voient la régression des Muscinées et l'apparition des Phanérogames de la strate herbacée inférieure.

Lorsque l'assèchement s'accroît, les espèces de la lande à *Ulex nanus* (*Calluna*, *Cladonia*, *Sphagnum compactum*, etc. ; voir rel. 10) ou du *Molinietum* deviennent envahissantes.

2. CONSTITUTION CHIMIQUE ET ACIDITÉ DU MILIEU.

Les cuvettes à *Rhynchospora* constituent un milieu acide, mais d'amplitude ionique assez grande : 4,8 à 6,2. Les caractéristiques en sont des espèces acidiphiles euryioniques ; l'une d'entre elles, *Spiranthes aestivalis*, a même été observée dans le *Schaenetum* de la tourbière neutro-alcaline à Hypnacées du Vexin français par ALLORGE (1922). Le cortège d'accessoires subit des variations, surtout dans la strate muscinale, selon le degré d'acidité, permettant de distinguer :

1° une variété à Sphaignes, nettement acidiphile (pH=4,8-5,5) (rel. 1 à 10) dont les cuvettes sont localisées dans les tourbières à Sphaignes ou les parties sphagneuses des tourbières mixtes ; toutes ses espèces sont des acidiphiles ou des espèces à grande amplitude ionique, comme *Juncus silvaticus*, *Molinia caerulea*, *Anagallis tenella*, etc. ;

2° une variété moins acidiphile (pH=5,3-6,2) à Hypnacées caractéristiques de la tourbière neutro-alcaline (rel. 11 à 17) ; ses phanérogames caractéristiques se mélangent d'espèces de la tourbière alcaline, *Schaenus*, *Juncus obtusiflorus*, *Carex Hornschuchiana*, etc. ; cette variété s'observe dans les tourbières mixtes, au voisinage de la limite des groupements acidiphiles et basiphiles, et constitue le passage du *Rhynchosporietum* typique à Sphaignes aux groupements alcalins des ruisseaux et vasques à *Scirpus pauciflorus* et du *Schaeneto-Juncetum Hypnetosum*. La végétation de cette variété est un

mélange d'acidiphiles et de neutro-basiphiles non exclusives et d'espèces indifférentes.

Le graphique fig. 8 fait ressortir la répartition ionique de ces deux variétés et situe leurs conditions optimales vis à vis de ce facteur. Le *Rhynchosporetum* à Sphaignes montre une plus faible amplitude du pH que celui à Hypnacées, moins acide ; cette observation confirme ici les conclusions de WŁODEK et STRZEMIENSKY et

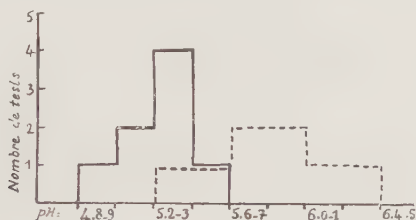


Fig.8. — Coube de Fréquence du pH du *Rhynchosporetum*, variété à Sphaignes (—) et à Hypnacées (-----).

de CHRISTOPHERSEN (in BRAUN-BLANQUET, 1932, p. 171) selon lesquelles l'amplitude des variations du pH des associations va en diminuant avec une plus grande acidophilie.

3. CONSTITUTION PHYSIQUE DU SUBSTRATUM.

Le *Rhynchosporetum* peut s'établir sur une grande épaisseur de tourbe comme sur un sol purement minéral, mais se localise de préférence sur un sol couvert d'une mince couche de tourbe plus ou moins sableuse. *Lycopodium inundatum* est particulièrement sensible à la nature du substratum et ne s'écarte guère des sables tourbeux, comme l'ont remarqué ALLORGE et MALCUIT.

4. ACTION DE L'HOMME.

Le *Rhynchosporetum* est destiné à une destruction plus ou moins rapide par les associations fermées voisines (1), comme nous le verrons en étudiant ces associations. Pour que le *Rhynchosporetum* se réinstalle, il faut que l'homme intervienne par l'exploitation, la création de sentiers peu fréquentés, ou même les incendies (voir LEMÉE, 1931), l'absence de compétition étant le caractère biotique essentiel de sa survivance.

(1) Une partie des dépressions dont nous avons recensé la flore en 1931 sont aujourd'hui comblées par les Sphaignes du *Tetraliceto-Sphagnetum*.

En résumé, le *Rhynchosporetum* se présente comme une association discontinue de milieu acide dystrophe, sur sol tourbeux humide ou couvert d'une légère couche d'eau.

IV. SCIRPETUM PAUCIFLORAE

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Ce petit groupement est lié aux tourbières neutro-alcalines de pentes dont il peuple les ruisselets et les vasques sans profondeur sur substratum minéral. Alors que dans les grandes tourbières sur sables du Perche, ces ruisseaux peuvent être encaissés entre deux talus de tourbe atteignant 2 mètres (7, fig. 10), ils le sont à peine dans les petites tourbières de pente du calcaire corallien, où l'accumulation de tourbe est très faible.

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Ce petit groupement, qui est à la tourbière alcaline ce que les ruisseaux à *Helodes* sont à la tourbière acide, est beaucoup moins bien caractérisé floristiquement, comme le montre le tableau 33, où ne figure aucune exclusive ; sauf *Drepanocladus scorpioides*, les caractéristiques se maintiennent dans le stade initial du *Schaeneto-Juncetum*.

Le *Scirpetum pauciflorae* du Perche a quelques affinités floristiques avec les associations aquatiques des tourbières alcalines, comme l'association à *Potamogeton coloratus* du Vexin français (ALLORGE, 1922), où l'on retrouve *Chara fragilis* et *Drepanocladus scorpioides* ; mais il en a davantage avec l'« association à Myxophycées et Muscinées incrustantes » des talus ruisselants du même territoire, avec laquelle il partage les caractéristiques *Philonotis calcarea* et *Cratoneuron commutatum*.

B. SYNÉCOLOGIE DU SCIRPETUM PAUCIFLORAE

1. RÉGIME DES EAUX.

L'association vit dans des conditions hydrostatiques peu variables : de quelques centimètres d'eau à un simple suintement à la surface du substratum. La végétation est aérienne ou amphibie, à

l'exception de *Chara fragilis* et *Drepanocladus scorpioides* qui trouvent leur optimum sous une submersion complète.

2. COMPOSITION CHIMIQUE ET RÉACTION DES EAUX.

Les eaux sont plus ou moins fortement minéralisées : celles qui sourdent de la base des calcaires séquanien sont particulièrement riches en calcaire qui se dépose sur les Hypnacées des ruisselets à

TABLEAU 33. — *Scirpetum paucifloræ*.

1, 2, 5 : tourbière des Minières à Regmalard ; 3, 4 : tourbière de Culoiseau à Moutiers-au-Perche ; 6 : vallée de l'Aulnai à Bazoches-sur-Hoëgne ; 7 : Brais, à Igé.

		1	2	3	4	5	6	7
	Substratum géol. :	c ₄	c ₄	c ₄	c ₄	c ₄	J ₃ c	J ₃ c
	pH :	7,7	7,2	7,2	7,2	7,6	7,1	. .
	CARACTÉRISTIQUES :							
H	<i>Scirpus pauciflorus</i>	2 2	. .	. .	+	+	+	+
M	<i>Scorpidium scorpioides</i>	1 3	. .	. .	+	. .	. .	. .
	<i>Cratoneuron commutatum</i>	. .	. .	1 3	. .	. .	+	. .
	<i>Philonotis calcarea</i>	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .
	COMPAGNES :							
H	<i>Carex flava</i>	+	1 1	. .	. .	+	+	+
	<i>Molinia caerulea</i>	(+ .)	1 2	+	. .	. .	+	+
Grh	<i>Juncus obtusiflorus</i>	2 3	1 3	. .	. .	+	+	+
M	<i>Campylium stellatum</i>	+	. .	. .	. .	+	+	+
	<i>Drepanocladus intermedius</i>	1 3	. .	2 3	. .	. .	+	. .
	<i>Chara fragilis</i>	1 2	. .	. .	. .	. .	+	. .
H	<i>Drosera rotundifolia</i>	. .	. .	+	+	. .	. .	. .
Grh	<i>Carex panicea</i>	. .	+	. .	. .	. .	+	. .
H	<i>Parnassia palustris</i>	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .
	<i>Pinguicula lusitanica</i>	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .
	<i>Carex Hornschuchiana</i>	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .
	× <i>Carex fulva</i>	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .
	<i>Schaenus nigricans</i>	. .	. .	3 2	. .	. .	. .	. .
	<i>Pinguicula vulgaris</i>	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	. .	1 2	. .	. .	. .	. .	. .
	<i>Phragmites communis</i>	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .
	<i>Equisetum maximum</i>	1 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	<i>Equisetum palustre</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+
M	<i>Ctenidium molluscum</i>	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .
	<i>Aneura pinguis</i>	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .

Scirpus pauciflorus ; celles-ci subissent une incrustation telle qu'on se trouve parfois en présence d'un véritable tuf actuel.

Quel que soit leur degré de minéralisation, les eaux ont une réaction semblable, neutro-alkaline : de 7,0 à 7,8 d'après nos mesures. Cette alcalinité va en augmentant depuis l'affleurement de la nappe ; ainsi aux Minières nous avons noté un pH de 7,2 à l'affleurement et de 7,6 dans le ruisseau à 25 mètres en aval ; la cause semble en être dans la disparition du carbonate acide de calcium.

La végétation des ruisseaux à *Scirpus pauciflorus* diffère de celle des groupements semi-aquatiques précédents par son caractère calcicole basiphile ; parmi les caractéristiques, *Drepanocladus scorpioides* a cependant été observé par nous dans une cuvette à *Rhynchospora* de pH=6,0. Près de l'affleurement de la nappe des sables du Perche, où le pH ne dépasse pas 7,2, on observe *Drosera rotundifolia* et *Pinguicula lusitanica*, qui sont des acidiphiles préférantes.

3. CONSTITUTION PHYSIQUE DU SUBSTRATUM.

Le substratum est constitué par le sol minéral, graveleux ou sableux. Dès que les Mousses exhaussent le fond par accumulation d'une mince couche d'humus tourbeux, l'association est rapidement envahie et détruite par les espèces sociales du *Schaeneto-Juncetum*, groupement fermé turficole et supraaquatique.

En résumé, le *Scirpetum pauciflorae* se distingue des autres associations semi-aquatiques par sa localisation dans les ruisselets sans profondeur à substratum minéral et végétation éparse des tourbières neutro-alkalines.

V. SCIRPETO-PHRAGMITETUM et MAGNOCARICETUM VESICARIAE (*Associations d'hélophytes*).

Comme les associations semi-aquatiques précédentes, ces deux associations sont constituées d'espèces amphibies, mais elles s'en distinguent par leur végétation dense et élevée couvrant tout le sol, où domine une espèce de forte sociabilité et de rôle physionomique et dynamique important. Cette végétation de « grandes herbes pérennantes, dont une partie des tiges est submergée et l'autre émergée », constitue les « hélophytes » de WARMING.

TABLEAU 34. — *Scirpeto-Phragmitetum*.

1 : étang de Bois-Vinet au Plessis-Dorin ; 2 : étang du Gaillon à Randonnai ; 3 : étang de la Falarde à Moussonvilliers ; 4, 5 : étang de la Trappe ; 6 : étang de Longny ; 7 : étang de la Forge de Champrond ; 8 : étang de la Folle-Entreprise près Mortagne.

Basse-Normandie : 9 : étang de Vrigny au nord du massif d'Ecouves ; 10 : étang des Rablais près Alençon.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Substratum géol. :	M	e _v	M	e _v	c ₅	c ₄ m	c ₄ m	J ₂		
pH :	6,6	6,8	..	5,8	6,0	..	..	7,4	..	..
CARACTÉRISTIQUES :										
<i>Scirpus lacustris</i>	ldt	ldt	ldt	dt	ldt	..	ldt	ldt	ldt	ldt
<i>Typha latifolia</i>	+	ldt	+	..	+	+	ldt	..	..	+
<i>Equisetum limosum</i>	..	..	ldt	+	+	+	+	+	+	ldt
<i>Phragmites communis</i>	ldt	..	..	+	ldt	dt	+	..	..	+
<i>Typha angustifolia</i>	ldt	..	..	+	..	..	..	ldt	ldt	ldt
<i>Sparganium ramosum</i>	..	..	..	..	+	..	ldt	ldt	+	+
<i>Rumex hydrolapathum</i>	..	..	..	..	+	..	+	+	..	..
<i>Roripa amphibia</i>	+	..	..	..	..	..	..	..	..	+
<i>Scirpus maritimus</i> (1).....	..	..	..	..	..	..	..	..	..	ldt
<i>Sparganium simplex</i>	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..
<i>Leersia oryzoides</i>	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..
<i>Glyceria aquatica</i>	..	..	..	..	..	..	ldt	..	..	..
COMPAGNES PRINCIPALES :										
<i>Lythrum Salicaria</i>	+	..	..	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polygonum lapathifolium</i> ...	+	..	+	..	+	..	..	+	+	+
<i>Alisma Plantago</i>	+	+	..	..	..	..	+	+	ldt	+
<i>Iris pseudacorus</i>	..	..	..	+	+	..	+	ldt	+	+
<i>Oenanthe Phellandrium</i> ...	+	+	..	..	+	..	..	..	+	..
<i>Phalaris arundinacea</i>	+	..	..	+	..	..	+	ldt	..	..
<i>Stachys palustris</i>	..	+	..	..	+	..	..	..	+	..
<i>Lycopus Europaeus</i>	..	..	..	+	..	+	..	+	..	..
<i>Mentha aquatica</i>	+	..	..	..	+	..	..	+	..	..
<i>Nymphaea alba</i>	..	..	+	..	..	..	..	..	..	+
<i>Epilobium hirsutum</i>	..	..	..	..	..	..	+	..	..	+
<i>Eupatorium Cannabinum</i> ..	..	+	..	..	+	..	..	..	..	..
<i>Scutellaria galericulata</i>	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..
<i>Lysimachia vulgaris</i>	..	..	..	+	..	..	..	..	+	..
<i>Polygonum persicaria</i>	..	..	..	..	..	..	+	..	+	..
<i>Polygonum hydropiper</i>	..	..	..	..	+	..	..	..	+	..
<i>Sagittaria sagittaeifolia</i>	..	..	..	..	+	..	..	+	..	..
<i>Potamogeton natans</i>	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+
<i>Calamagrostis epigeios</i>	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+

(1) Et fa. *compactus* et *monostachys*.

Observés une fois : *Spiraea Ulmaria* (6), *Heleocharis palustris* (10), *Carex vesicaria* (9) ; *C. pseudo-cyperus* (7), *Glyceria fluitans* (2).

TABLEAU 35. — *Magnocaricetum vesicariæ*.

1 : étang de Rudelande à la Poterie-au-Perche ; 2 : étang du Haut-Plain à Mousonvilliers ; 3, 4, 8 : étang de Maunit à Marchainville ; 5, 9 : étang de Bois-Vinet au Plessis-Dorin ; 6 : étang du Fourneau à Randonnai ; 7 : étang de Conturbie à Randonnai ; 10 : étang de la Trappe ; 11 : étang de la Folle-Entreprise près Mortagne. Basse-Normandie ; 12 : étang des Rablais près d'Alençon.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Substratum géol. :	M	M	M	M	M	e _v	e _v	M	M	c ₅	J ₂	
Surface en mq. :	25	25	20	50	50	20	9	25	25	25	20	25
CARACTÉRISTIQUES :												
<i>Carex vesicaria</i>	5 5	4 4	5 4	4 4	5 5	4 4	. .	+	. .	—	. .	. .
<i>Comarum palustre</i>	. .	3 2	. .	3 2	. .	1 1	. .	2 2	. .	. .	. .	. .
<i>Carex acuta</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	5 5	5 5	2 3
<i>Carex ampullacea</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	4 3	. .	. .	. .	. .	. .
<i>Stellaria palustris</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	2 3	. .	. .	. .
<i>Scutellaria galericulata</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .
<i>Carex stricta</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
COMPAGNES PRINCIPALES :												
<i>Lythrum Salicaria</i>	. .	. .	1 1	+	1 2	1 1	. .	. .	+	1 1	1 2	+
<i>Polygonum lapathifolium</i>	2 2	+	1 1	+	. .	. .	. .	+	1 1	. .	—	. .
<i>Ranunculus Flammula</i>	. .	. .	+	1 1	1 2	. .	. .	1 1	+	. .	. .	. .
<i>Iris pseudacorus</i>	. .	+	1 1	1 1	1 3	. .	1 1	2 2	1 2	+	1 1	1 2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1 1	+	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	—	. .	. .
<i>Equisetum limosum</i>	. .	1 2	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .	1 2
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	. .	. .	+	. .	1 1	. .	. .	2 1	. .	. .	. .	. .
<i>Galium palustre</i>	. .	. .	. .	. .	2 1	. .	. .	. .	2 1	. .	. .	. .
<i>Lycopus Europaeus</i>	1 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .
<i>Lysimachia nummularia</i>	. .	. .	. .	. .	1 2	. .	. .	. .	3 2	. .	1 3	. .
<i>Acrocladium cuspidatum</i>	. .	. .	. .	. .	2 3	. .	. .	. .	2 2	. .	1 2	. .
<i>Caltha palustris</i>	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	—	. .
<i>Potentilla anserina</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	+	. .	. .
<i>Veronica scutellata</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .
<i>Mentha arvensis</i>	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 2	. .	. .	. .
<i>Alisma Plantago</i>	. .	. .	+	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .	. .	. .
<i>Juncus silvaticus</i>	. .	1 2	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .
<i>Juncus effusus</i>	. .	. .	. .	. .	. .	2 2	. .	. .	. .	. .	. .	. .
<i>Heleocharis palustris</i>	. .	. .	. .	. .	1 1	. .	. .	. .	+	. .	. .	. .
<i>Carex riparia</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	4 1
<i>Carex disticha</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	5 5	5 5	. .	. .	. .

Observés une fois : *Nuphar luteum* (2), *Hypericum tetrapterum* (11), *Epilobium obscurum* (1), *E. hirsutum* (11), *Eupatorium Cannabinum* (11), *Mengyanthes trifoliata* (6), *Mentha aquatica* (3), *Salix cinerea* (1), *S. aurita* (3), *Potamogeton natans* (2), *Juncus conglomeratus* (2), *J. supinus* (3), *Sparganium minimum* (7), *Carex pseudo-cyperus* (7), *C. paniculata* (6), *Phragmites communis* (6), *Phalaris arundinacea* (8).

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Le *Scirpeto-Phragmitetum* et le *Magnocaricetum* peuvent s'étendre, sous des facies variés, depuis les parties des étangs toujours submergées occupées par le *Myriophylletum* jusqu'aux ceintures les plus externes de végétation des trois types d'étangs, quoique avec une plus grande fréquence et un plus riche développement dans les étangs eutrophes.

2. FACIES.

Les espèces sociales forment, par leur forte dominance, presque toujours exclusive, des facies bien caractérisés ; ce sont :

1° dans le *Scirpeto-Phragmitetum* des facies à *Scirpus lacustris*, *Typha*, *Phragmites*, très communs ; à *Sparganium ramosum*, *Equisetum limosum*, *Phalaris arundinacea*, plus rares ; à *Scirpus maritimus*, *Iris pseudacorus*, *Alisma Plantago*, *Calamagrostis epigeios*, très rares ; nous avons observé hors du Perche un facies à *Cladium Mariscus* dans le Maine ;

2° dans le *Magnocaricetum*, exclusivement des grands *Carex* sociaux qui sont, par ordre de fréquence décroissante, *Carex vesicaria*, *acuta*, *disticha*, *stricta*, *ampullacea*, *riparia*, *pseudo-cyperus*, *acutiformis*.

Au sein de ces espèces ayant la plupart des rhizomes et des stolons qui provoquent un développement rapide en surface et une forte sociabilité, se voient des hélophytes cespiteuses isolées, de sociabilité minimum, comme *Lythrum*, *Rumex*, *Lysimachia vulgaris*, etc.

3. STRATIFICATION.

Sauf quelques accidentelles qui sont exclusivement infra-aquatiques et flottantes, l'ensemble de la végétation participe aux strates aériennes ; les diverses espèces atteignent des hauteurs différentes, permettant de distinguer de nombreuses strates (voir YAPP, 1909). Une strate inférieure est très clairsemée avec des espèces rampantes comme *Hydrocotyle*, *Lysimachia nummularia*, *Potentilla anserina* ; la strate supérieure, qui est occupée par l'espèce sociale dominante, atteint une hauteur très variable, depuis les

Phragmites et *Scirpus lacustris*, les plus élevés (le premier dépasse 3 m. à la Trappe), jusqu'aux *Carex*, les plus bas.

4. CARACTÉRISTIQUES.

Comme le montrent les tableaux 34 et 35, les caractéristiques des associations sont constituées par la plupart des espèces sociales et par quelques espèces isolées, non exclusives. Au voisinage du Perche, le *Magnocaricetum* s'enrichit des caractéristiques *Gratiola officinalis* et *Teucrium Scordium*; cette association est apparentée étroitement aux *Magnocariceta* des prairies tourbeuses ou sur alluvions non drainées.

5. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE GÉOGRAPHIQUE.

Ces deux associations n'ont aucun caractère atlantique; elles sont largement répandues dans la Région euro-sibérienne, certains de leurs éléments étant même presque cosmopolites, comme *Phragmites communis*, *Scirpus lacustris*, les *Typha*. Il convient de faire remarquer que deux caractéristiques du *Magnocaricetum* sont d'origine circumboréale (*Comarum* et *Stellaria palustris*) et qu'une est subméditerranéenne (*Gratiola officinalis*, hors du Perche).

6. ASSOCIATION VOISINE.

C'est parmi les associations d'hélophytes que prendrait place l'association de tourbière alcaline à *Cladium Mariscus* (*Mariscetum serrati*) à laquelle nous rattachons quelques peuplements restreints de *Cladium Mariscus* et de *Carex paniculata* dans des fossées sans profondeur des tourbières de Culoiseau et de la Trappe. Cette association se voit par contre bien développée dans des tourbières du Nord-Ouest de la France en dehors du Perche.

B. SYNÉCOLOGIE DES ASSOCIATIONS D'HÉLOPHYTES

1. INFLUENCE DU RÉGIME DES EAUX ET DE L'HUMIDITÉ DU SOL.

Les deux associations possèdent vis à vis du régime des eaux une grande amplitude écologique par suite des exigences très diverses de leurs espèces sociales. Généralement le *Scirpeto-Phragmitetum* se localise dans les parties inondées ou très humides, tandis que la cariçaie peuple les parties le plus longtemps exondées. Si l'association n'est représentée que par une seule de ses espèces sociales, ses limites supérieure et inférieure sont celles où le facteur aqueux devient inhibitif, par excès vers le centre de l'étang, par défaut vers

l'extérieur ; mais si plusieurs espèces sociales entrent en compétition, celles-ci se localisent respectivement dans la zone où le facteur aqueux est dans le voisinage de leurs conditions optimales d'existence. Cette localisation est alors la suivante :

1^o *facies constamment inondés* :

a) *facies* à *Scirpus lacustris*, qui est le plus constant et presque toujours le plus interne ;

b) *facies* à *Equisetum limosum*, s'étendant au même niveau que celui à *Scirpus* (la Trappe) ou à un niveau encore inférieur (Maunît à Marchainville) ;

c) *facies* à *Typha latifolia* ou *angustifolia*, à une moindre profondeur ; le premier se voit, en dehors des étangs, dans des stations jamais inondées, comme l'a remarqué ALLORGE dans le Vexin français (1922) ; une de ces espèces peut entrer en mélange avec la partie supérieure de la zone à *Scirpus lacustris*, mais elles ne se mélangent jamais entre elles, par suite de leur mode identique de colonisation du sol qui ne laisse la place qu'au seul premier occupant ;

d) le *facies* à *Sparganium ramosum* se localise au même niveau que le précédent ; jamais dans nos étangs il ne s'avance jusque dans la zone la plus interne de l'association comme au lac de Grandlieu (GADECEAU, 1909) ;

e) le *facies* à *Carex stricta* du *Magnocaricetum* se constitue vers la limite supérieure des eaux d'été, ses touradons s'élevant en colonne jusqu'au voisinage de la surface (phot. 2, pl. XVIII) ;

2^o *facies normalement exondés en été* :

a) le *facies* à *Phragmites* ou roselière forme la transition entre les deux groupes de *facies*, son optimum se trouvant au voisinage immédiat des plus basses eaux ;

b) le *facies* à *Phalaris arundinacea* se localise à la partie supérieure des grèves (phot. 1, pl. XVIII) ;

c) le *facies* à *Scirpus maritimus*, observé seulement à l'étang de VOLIMBERG à Beaumont-les-Autels, y forme des peuplements peu étendus en contact avec la cariçaie ;

d) les divers *Carex* du *Magnocaricetum* (sauf *C. stricta*) couvrent les parties le plus longtemps exondées en contact avec les ceintures externes à *Juncus* et *Molinia*.

Lorsque ces diverses espèces n'entrent pas en compétition, elles peuvent occuper des zones beaucoup plus larges, en particulier le

phragmitès qui, grâce à sa grande plasticité écologique, peut s'étendre depuis des eaux profondes de deux mètres jusqu'au sommet des grèves (phot. 1, pl. XVIII).

2. INFLUENCE DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DU MILIEU.

Le *Scirpeto-Phragmitetum* et le *Magnocaricetum* ont un degré de développement d'autant plus riche que le milieu est moins acide et plus riche en sels minéraux. Cette localisation est due au caractère d'eutrophytes basiphiles plus ou moins accentué de la plupart de leurs constituants; certains semblent plutôt calciphiles, comme *Epilobium hirsutum*, *Glyceria aquatica*, *Carex riparia*; d'autres nitratophiles, comme *Potentilla anserina*, *Lysimachia nummularia*; d'autres halophiles, comme *Scirpus maritimus*; mais la plupart de ces espèces semblent rechercher une concentration saline élevée plutôt qu'un sel déterminé. Le *Phragmites* préfère aussi les milieux neutro-alcalins et « haloïdes », mais se voit cependant jusque dans les étangs dystrophes de pH=5, 1 (phot. 1, pl. XIX). Quant au *Scirpus lacustris*, il semble être le moins sensible à la réaction du milieu, avec les *Carex vesicaria* et *ampullacea*. Mme REYNAUD-BEAUVERIE (1935) a noté également dans les étangs des Dombes un appauvrissement du *Scirpeto-Phragmitetum* parallèle à l'augmentation de l'acidité.

3. INFLUENCE DE LA CONSTITUTION PHYSIQUE DU SOL.

Les héliophytes sociales des deux associations étant presque toutes des espèces à rhizome, un substratum à éléments fins favorise leur extension, tandis qu'un sol grossier l'entrave mécaniquement; aussi les étangs oligotrophes à grève sont-ils beaucoup moins envahis par elles que les étangs à fond vaseux. L'espèce la moins défavorisée dans les étangs à grèves est le phragmitès, car à son mode de propagation souterrain par rhizomes il joint le développement de stolons érigés très vigoureux qui sillonnent la grève sur plusieurs mètres autour de ses peuplements.

4. INFLUENCE DE L'HOMME.

Le phragmitès pouvant s'établir jusqu'à une profondeur de deux mètres et la scirpe jusqu'à 3 mètres, nos étangs seraient envahis entièrement sans la surveillance de l'homme qui maintient libre la nappe d'eau en détruisant les héliophytes les plus avancées. Sur les rives exondées en été, il fauche localement les *Phragmites*, *Phalaris* et *Carex* qui sont employés comme litière. Son influence limite donc

l'extension des ceintures d'hélophytes dans leurs parties supérieures et inférieures.

ÉVOLUTION DE LA VÉGÉTATION DES ÉTANGS DU PERCHE

Les associations des étangs doivent leur localisation à trois ordres de facteurs : la constitution chimique des eaux, la hauteur d'eau ou l'humidité du sol et la compétition des espèces agressives de sociabilité élevée. Les deux premiers sont des facteurs édaphiques, le dernier un facteur biotique.

La répartition des groupements selon la composition chimique du milieu, qui nous a permis de reconnaître trois types d'étangs, est donnée dans le tableau 36. Leur localisation par rapport au facteur de submersion et d'humidité provoque leur zonation, dont les profils fig. 9 donnent des exemples pour les trois types d'étangs du Perche.

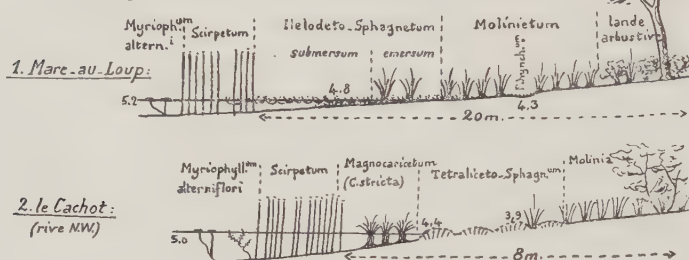
TABLEAU 36. — *Les associations des trois types d'étangs du Perche.*

Étangs eutrophes :	Étangs oligotrophes :	Étangs dystrophes :
<i>Myriophylletum verticillati.</i> (<i>Heleocharetum ovatae</i>) <i>Scirpeto-Phragmitetum.</i>	<i>Myriophylletum alterniflori.</i> (<i>Heleocharetum ovatae</i> (1) <i>Scirpeto-Phragmitetum.</i>	<i>Myriophylletum alterniflori.</i> (<i>Scirpeto-Phragmitetum</i>)
(peuplements d' <i>Heleocharis palustris</i>). <i>Magnocaricetum.</i> (<i>Bidentetum tripartiti</i>).	<i>Heleochareto-Lilorelletum</i> (<i>Scirpetum fluitantis</i>) <i>Magnocaricetum.</i> (<i>Cicendietum</i> , <i>Bidentetum</i>).	<i>Helodeto-Sphagnetum.</i> (<i>Magnocaricetum</i>).
Pré à <i>Agrostis alba</i> .	Pré à <i>Agrostis canina</i> . (bombements de <i>Sphagnum</i> isolés).	(Pré à <i>A. canina</i>). (<i>Tetraliceto</i> - <i>Sphagnetum</i>).
peuplements de <i>Juncus silvaticus</i> .	<i>Juncetum silvatici</i> <i>Molinietum caeruleae.</i>	<i>Juncetum silvatici.</i> <i>Molinietum caeruleae</i> (<i>Rhynchosporietum</i>) (<i>Ulicetum nani</i>).
Aulnaie.	Aulnaie.	Aulnaie à <i>Sphaignes</i> ou <i>Quercetum roboris</i> .

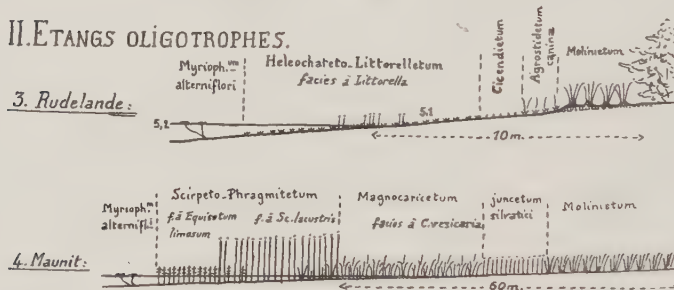
(1) Les groupements indiqués entre parenthèse sont erratiques ou exceptionnels, les autres étant à peu près constants.

Une modification d'un de ces trois facteurs décisifs provoque une rupture dans l'équilibre des associations qui se traduit par une évolution de celles-ci. Nous analyserons successivement le rôle dynamique de ces trois facteurs.

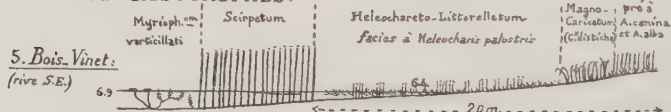
I. ETANGS DYSTROPHES.



II. ETANGS OLIGOTROPHES.



III. ETANGS MÉSOTROPHES:



IV. ETANGS EUTROPHES.



Fig 9. — Profils des ceintures de végétation de quelques étangs percherons.

1° Le facteur biotique de compétition est celui dont l'action est le plus rapide. Il est exercé par les espèces agressives de forte sociabilité du *Scirpetum-Phragmitetum* et du *Magnocaricetum* qui transgressent sur les autres associations, associations aquatiques du

Myriophylletum, associations semi-aquatiques à végétation basse continue ou discontinue du *Scirpetum fluitantis*, de l'*Heleochareto-Litorelletum*, du *Bidentetum* ou du *Cicendietum*. Dans les ceintures externes, que nous étudierons plus loin, la colonisation est faite par les espèces ligneuses qui établissent une association silvatique. Dans les étangs dystrophes, où les hélophytes sont peu prospères, le rôle envahisseur est tenu par les Sphaignes et la molinie qui transgressent sur l'*Helodeto-Sphagnetum*.

Dans un étang eutrophe ou oligotrophe à un stade d'évolution avancée, les ceintures de végétation sont uniquement des associations de grandes hélophytes, comme le montrent les coupes 4 et 6 de la figure 7, alors que la figure 3 est un exemple d'un stade jeune à groupements bas et discontinus. Dans les étangs oligotrophes à fond graveleux, l'arrivée au stade de maturité est beaucoup plus lente à cause de l'opposition offerte par le substratum à la progression des hélophytes. Un étang dystrophe est au stade terminal de son évolution lorsqu'il est entièrement occupé par la tourbière à Sphaignes ; les étangs du Perche sont encore très loin de ce stade.

2° Le facteur aqueux amène un assèchement progressif par suite de la sédimentation, en majorité organique ou minérale selon les étangs ; cette sédimentation est accélérée par les associations d'hélophytes, en particulier les Phragmites dont les bases ligneuses persistantes des chaumes retiennent les matériaux solides (voir SCHRÖTER et KIRCHNER, 1896-1902). Il en résulte un déplacement centripète des associations, si bien que le terme final théorique serait une association silvatique.

3° La composition chimique des eaux varie naturellement par un affaiblissement de la minéralisation de la nappe d'alimentation suivi de l'envahissement de la végétation turficole ; l'évolution naturelle des différents types d'étangs serait donc la suivante :

type eutrophe → type oligotrophe → type dystrophe.

Si le passage du second type au dernier s'observe en plusieurs étangs, il n'en est pas de même du premier au second qui est très lent et pratiquement inobservable. Comme nous l'avons vu, l'homme joue dans cette évolution un rôle régressif dans le sens d'une eutrophie croissante qui peut se schématiser ainsi :

type oligotrophe → stade mésotrophe → type eutrophe.

CHAPITRE V

LES TOURBIÈRES ET PRAIRIES MOUILLÉES A HYPNACÉES

Les associations que nous comprenons dans ce groupe sont apparentées floristiquement par un ensemble de caractéristiques communes ; elles le sont aussi par leur organisation sociologique, où l'on observe la présence habituelle d'une strate muscinale dominée par les Hypnacées et d'une strate herbacée dense leur donnant une physionomie de pré, où domine fortement une espèce sociale caractéristique.

Ces associations entrent dans deux grands ensembles topographiques : les tourbières et les étangs. Le *Schaeneto-Juncetum obtusiflori*, le *Parvocaricetum distantis* et le *Parvocaricetum Goodenoughii* sont localisés dans les tourbières, l'*Agrostidetum caninae* dans les étangs, alors que le *Molinietum caeruleae* et le *Juncetum silvatici* sont communs aux deux complexes. Nous avons vu au chapitre précédent les caractères topographiques et écologiques des étangs du Perche ; il nous reste à étudier ceux des tourbières de ce territoire (1).

I. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES TOURBIÈRES DU PERCHE

Les tourbières percheronnes sont alimentées par deux nappes principales : la nappe de base des sables du Perche et celle des sables ferrugineux de l'Oxfordien supérieur.

(1) La carte des tourbières de France établie par P. Chouard en 1931 est très incomplète en ce qui concerne le Perche. Parmi les quatre tourbières citées, trois ne sont que des dépôts tourbeux insignifiants : Lamnay, La Bosse à Authon et la Forêt de Bellême (située par l'auteur en Eure-et-Loir!) ; des formations tourbeuses plus importantes que nous énumérons plus loin, celle de la Trappe est seule signalée.

1^o La nappe de base des sables du Perche, affleurant sur les flancs du haut-plateau et des buttes-témoins, y édifie des tourbières

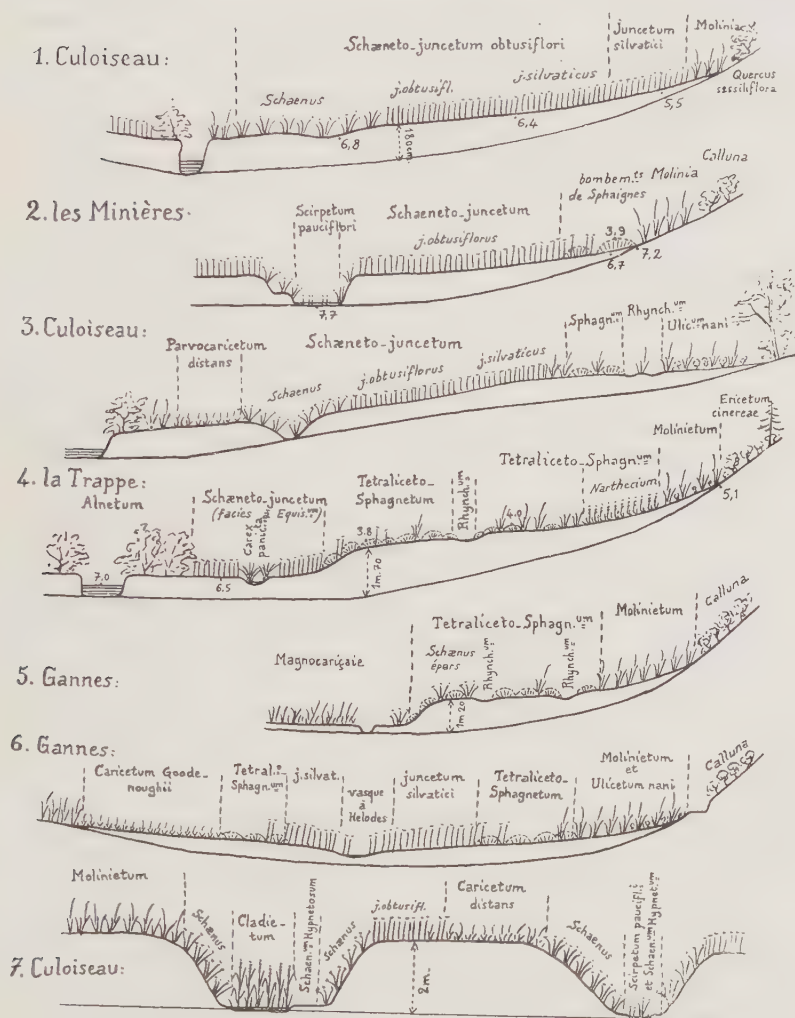


Fig. 10. — Profils de la végétation de quelques tourbières du Perche.
(La coupe 7 est faite parallèlement à la vallée)

d'étendue très variable, certaines de celles-ci reposant dans leur partie inférieure à la surface de la marne cénomaniennne. Elles étaient primitivement très nombreuses, comme l'attestent les prai-

ries tourbeuses qui les ont remplacées. Les vestiges actuels les plus notables sont — la tourbière de Culoiseau à Moutiers-au-Perche, encaissée dans une vallée longue de trois kilomètres et d'une largeur de quelques centaines de mètres, conservée en majeure partie dans son état primitif ;

— la tourbière des Minières à Regmalard, dont il reste une dizaine d'hectares peu modifiés ;

— la tourbière de la Trappe, qui occupait sans doute jadis la plus grande partie de la haute vallée de l'Iton, mais dont il ne reste que 3 hectares environ dans leur état primitif, le reste ayant été transformé en prairies de faible valeur (phot. 1, pl. XX) ;

— les deux petites tourbières de Gannes et de Brotz à l'Hôme-Chamondot (pl. XXI) ;

— le val du Tellier à Longny, dont le fond est une bande tourbeuse étroite bien conservée çà et là.

Mais nombreuses sont les enclaves tourbeuses restreintes, micro-tourbières isolées au milieu de prairies, réduites parfois à quelques ares autour d'une source (par ex. Chartrage près Mortagne).

2^o La nappe des sables ferrugineux de l'Oxfordien affleure vers la base des collines jurassiques des environs de Mortagne et de Bellême où elles forment de petites tourbières de pente souvent bien conservées, dont l'épaisseur de tourbe est très mince (phot. 2, pl. XX).

En dehors de ces nappes, on n'observe que de rares formations tourbeuses, dans les dépressions du plateau d'argile à silex où elles sont alimentées par une nappe superficielle et intermittente et, dans le « pays des dômes » au sud du Perche, à la base des sables de Lamnay où elles sont restreintes et maintenant drainées.

Au point de vue topographique, ce sont des *tourbières de pente*, pouvant devenir tourbières plates dans leur partie inférieure lorsque la vallée est assez large et nivelée par des alluvions, comme le montre la figure 10 donnant quelques coupes transversales de ces tourbières. Bien que portant la même végétation, elles diffèrent par leur topographie des grandes tourbières plates de Basse-Normandie (Briouze, Gorges, plaine de Caen), des vallées du bassin de Paris et du Nord de la France.

La réaction et la teneur en substances minérales des eaux à leur émergence est très variable. Celles de la nappe des sables oxfordiens,

ayant traversé les calcaires lusitaniens, sont très minéralisées et de réaction alcaline (7,1 à 7,4). Celles de la nappe de base des sables du Perche, beaucoup moins minéralisées, ont une réaction de faiblement alcaline à fortement acide, comme le montre le tableau 37; elles sont d'autant plus acides dans une même tourbière que leur niveau d'affleurement est plus élevé. Le même tableau montre également que les eaux du ruisseau collecteur sont toujours plus alcalines.

TABLEAU 37. — Réaction des eaux libres de quelques tourbières du Perche.

	EAU DES SUINTEMENTS	RUISSEAU COLLECTEUR
La Trappe (1)	5,1 - 6,8	7,0 - 7,2
Culoiseau à Moutiers	6,6 - 7,2	7,4
Le Tellier à Longny	7,0	7,3
La Foucaudière à Tourouvre	7,3	7,5

(1) Mesures prises en été vers le milieu de la journée.

La végétation des petites tourbières des sables oxfordiens et des microtourbières des sables du Perche est une végétation de tourbière à Hypnacées. La végétation des grandes tourbières sur sables du Perche est rarement entièrement à Hypnacées (Longny) ou à Sphaignes (l'Hôme-Chamondot), le plus souvent mixte, à Hypnacées dans leurs parties inférieures et à Sphaignes dans leurs parties supérieures. La tourbière à Hypnacées sera étudiée dans ce chapitre, celle à Sphaignes dans le chapitre suivant.

II. ÉTUDE SPÉCIALE DES ASSOCIATIONS DE TOURBIÈRES ET DE PRAIRIES MOUILLÉES A HYPNACÉES.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET COMPOSITION FLORISTIQUE

1. *SCHAENETO-JUNCETUM* *OBTUSIFLORI*

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Cette association, décrite par ALLORGE dans le Vexin français (1922) sous le nom d'association à *Schaenus nigricans* et *Juncus obtusiflorus*, est localisée dans les tourbières à l'édification desquelles

[illegible]

		SABLES DU PERCHE														CALC. LUSITANIEN				PRÉSENCE	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
		NW	plat	W	plat	SW	N	plat	W	E	plat	W	plat	W	W	plat	plat	E	W	W	plat
		5°	—	5°	—	5°	10°	—	15°	15°	—	20°	—	5°	—	—	—	5°	15°	20°	—
		6,8	7,0	7,0	—	6,6	—	7,4	—	6,4	7,2	—	6,7	6,2	6,5	6,9	—	—	100	6,9	—
		50	50	50	50	25	80	100	50	25	50	50	100	50	100	50	100	100	100	50	100
		Surface en mq. :																			
H	<i>Carex paniculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.
	<i>Carex echinata</i>	.	.	+	.	.	.	.	1 2	1 2	1 1	1 1	+	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Briz media</i>	.	.	.	.	+	.	.	+	+	1 1	1 2	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Grh	<i>Phragmites communis</i>	(11)	.	.	(1 1)	.	.	(+.)	(2 2)	.	.	(+.)	.	.	.	(3 4)	.	.	.	.	+
M	<i>Scleropodium purum</i>	.	+	.	.	.	+	1 2	+	+	+	+	.	2 3	.	1 2	.	.	.	.	.
Nph	<i>Erica tetralix</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	1 3	.	.	.	.	.	.	.
H	<i>Drosera rotundifolia</i>	.	1 1	.	.	.	.	.	.	.	1 2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Carex pulicaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	1 1	.	+	.	.	2 1	+	.	.	.	.	.	1
	<i>Carex distans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Festuca arundinacea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	1 1	.	.	.	1
Grh	<i>Equisetum maximum</i>	.	.	.	.	(+.)	.	(+.)	(+.)	.	(+.)	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+
T	<i>Linum catharticum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
M	<i>Cratoneuron commutatum</i>	.	3 ¹³	.	1 ²	.	.	.	.	.	.	.	1 1	+	.	.	.	+	.	2 ²	.
Grh	<i>Menyanthes trifoliata</i>	.	.	.	(+.)	.	.	.	(2 2)	.	(2 2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

(1) var. *fulvum*.

(2) var. *vulgare*.

Observés, deux fois : H *Ranunculus flammula* (9,19), *Scirpus paniculatus* (3,18), *Holcus lanatus* (9,10) ; Grh *Carex ampullacea* (12,15) ; M *Hylocomium splendens* (4,13).

Observés, une fois : Nph *Genista anglica* (7), *G. tinctoria* (7) ; H *Ranunculus acris* (9), *Polygala vulgaris* (10), *Epilobium obscurum* (11), *Lythrum Salicaria* (16), *Valeriana dioica* (15), *Pulicaria dysenterica* (9), *Leontodon hispidum* (5), *Agrostis alba* (19), *Centaurea pratensis* (7) ; Grh *Carex glauca* (8) ; M *Philonotis calcarea* (4), *Lophocolea bidentata* (4).

elle concourt activement (1); elle couvre la tourbe très humide et neutro-alcaline. Alors qu'elle constitue la presque totalité des petites tourbières des sables oxfordiens, elle a une importance très variable dans les grandes tourbières des sables du Perche où elle peut occuper la plus grande surface ou manquer complètement.

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Le tableau analytique 38 montre que l'association a un bloc caractéristique imposant, auquel il faut ajouter *Liparis Loeselii* et *Gymnadenya odoratissima* présentes dans des territoires voisins. Mais bien peu sont exclusives : on les observe à l'état de pionniers dans les associations semi-aquatiques où à l'état de reliques dans les associations succédant au *Schaenetum* par assèchement.

Les petites tourbières diffèrent floristiquement des grandes par une moins grande richesse en caractéristiques de leur *Schaeneto-Juncetum*, quoique la caractéristique *Triglochin palustre* y soit localisée, et par la présence de Graminées mésophiles provenant des prairies voisines.

3. STRATIFICATION ET FACIES.

L'association comprend quatre strates bien délimitées.

1° Une strate muscinale est constante et prospère, constituée en majorité d'Hypnacées en tapis denses et unispécifiques, où les facies les plus répandus sont ceux à *Campylium stellatum*, *Clenidium molluscum*, *Drepanocladus intermedius* et *Acrocladium cuspidatum*.

2° Une strate herbacée inférieure très clairsemée est constituée par de petites espèces rosettées ou rampantes : *Drosera*, *Anagallis*, *Hydrocotyle*.

3° Une strate herbacée moyenne donne par sa densité à la tourbière une physionomie de prairie ; selon l'espèce dominante, on distingue des facies à *Schaenus* (phot. 2, pl. XIX), absent des petites tourbières de l'Oxfordien, à *Juncus obtusiflorus* (phot. 2, pl. XX), le plus répandu, à *Juncus silvaticus*, le seul représenté dans les micro-tourbières des sables du Perche, à *Equisetum palustre*, exceptionnel (phot. 1, pl. XX). Nous n'avons pu déceler dans le Perche de différences floristiques suffisantes entre ces peuplements pour en faire plus que de simples facies.

(1) Aux étangs de la Flèche (Sarthe), nous l'avons vue cependant entrer dans les ceintures supérieures de végétation, mais elle y représente la partie restant émergée d'une tourbière après la création des étangs.

4° Une strate herbacée supérieure est constituée par de grandes hélrophytes, *Phragmites* et *Cladium*, généralement disséminées, mais pouvant exceptionnellement devenir assez denses pour constituer de véritables facies sans détruire la végétation caractéristique ; le premier est toujours stérile, et souvent le second l'est aussi.

4. SOUS-ASSOCIATION : LE *SCHAENETO-JUNCETUM* *HYPNETOSUM*.

Ce groupement constitue le stade initial du *Schaeneto-Juncetum* dont il a la plupart des caractéristiques, mais s'en distingue :

1° par la faible densité des strates herbacées qui laissent largement à découvert la strate muscinale très dense, d'où le nom de *Hypnetosum* que nous lui donnons ;

2° par la présence de petites espèces exclusives, qui disparaissent dès que la strate herbacée devient trop dense ;

3° par la survivance d'espèces des stades antérieurs semi-aquatiques que nous avons placées à part dans notre tableau 39, où elles font figure de différentielles par rapport au stade optimal de l'association.

Cette sous-association occupe une bande étroite entre les ruisselets à *Scirpus pauciflorus* et le *Schaeneto-Juncetum*, ainsi que les légères dépressions de ce dernier. WALO KOCH a décrit dans la Suisse du Nord (1926) un stade initial identique sous le nom de *Schaenetum Heleocharetosum pauciflorae*, mais *Scirpus pauciflorus* n'étant pas caractéristique de ce groupement dans le Perche, nous n'avons pu conserver cette dénomination.

5. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE DE L'ASSOCIATION.

Le *Schaeneto-Juncetum* comprend, sur un fond d'espèces euro-sibériennes, un fort contingent d'origine médio-européenne, dont *Liparis Loeselii*, *Gymnadenya odoratissima* et *Carex Hornschuchiana* sont particulièrement représentatifs, et circumboréale avec *Drosera longifolia*, *Taraxacum palustre*, *Pedicularis palustris* et des Hypnaceées comme *Drepanocladus intermedius* et *Camptothecium nitens* en particulier.

L'élément atlantique est par contre à peine représenté, avec une seule caractéristique d'alliance, *Cirsium anglicum*, et deux nanophanérophytes, accessoire et accidentelle. Les éléments subméditerranéen et subsarmatique figurent par deux caractéristiques, *Orchis palustris* pour le premier, *Selinum carvifolia* pour le second.

TABLEAU 39. — *Schaeneto-Juncetum Hypnetosum*.

1 : Les minières à Regmalard ; 2 : *Idem* ; 3 : Culoiseau à Moutiers-au-Perche ;
4 : la Grande Trappe.
Basse-Normandie : 5 : Tourbière de Mathon à Lessay (Manche).

		1	2	3	4	5
	pH :	7,6	7,2	6,6	. .	. .
	CARACTÉRISTIQUES :					
H	<i>Drosera longifolia</i>	. .	. .	. .	. .	3 2
	<i>Pinguicula vulgaris</i>	. .	. .	2 2	. .	. .
	DIFFÉRENTIELLES :					
H	<i>Scirpus pauciflorus</i>	. .	. .	. .	. .	1 2
Grh	<i>Carex ampullacea</i>	. .	. .	. .	2 2	. .
	<i>Menyanthes trifoliata</i>	. .	. .	. .	3 3	. .
M	<i>Philonotis calcarea</i>	. .	. .	. .	+	. .
	<i>Scorpidium scorpioides</i>	. .	. .	. .	. .	1 3
	<i>Cratoneuron commutatum</i>	3 3	3 4	. .	1 3	. .
	CARACTÉRISTIQUES DU <i>Schaeneto-Juncetum</i>					
H	<i>Parnassia palustris</i>	. .	. .	+	1 1	. .
	<i>Schaenus nigricans</i>	. .	. .	1 2	. .	1 3
	<i>Carex flava</i>	1 2	+	. .	. .	. .
	<i>Carex Hornschuchiana</i>	+	. .	. .	. .	. .
	<i>Carex fulva</i>	+	. .	. .	. .	. .
Gt	<i>Orchis incarnata</i>	. .	. .	+	. .	. .
Grh	<i>Epipactis palustris</i>	(+.)	. .	. .	. .	. .
	<i>Juncus obtusiflorus</i>	2 2	2 2	1 2	. .	. .
M	<i>Camptothecium nitens</i>	. .	. .	. .	1 3	. .
	<i>Drepanocladus intermedius</i>	. .	. .	3 4	2 3	4 4
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :					
M	<i>Campylium stellatum</i>	3 3	2 3	1 3	1 2	. .
H	<i>Molinia caerulea</i>	. .	+	. .	2 2	+
	<i>Scabiosa Succisa</i>	1 2	+	. .	. .	. .
	<i>Cirsium anglicum</i>	. .	. .	(+.)	. .	. .
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	. .	. .	. .	1 2	. .
	COMPAGNES :					
H	<i>Anagallis tenella</i>	2 2	1 2	. .	+	+
	<i>Drosera rotundifolia</i>	1 3	3 2	1 2	. .	. .
	<i>Pinguicula lusitanica</i>	+	1 1	2 2	. .	. .
Grh	<i>Equisetum palustre</i>	. .	. .	1 1	+	. .
	<i>Equisetum lim-sum</i>	. .	. .	. .	(+.)	. .
	<i>Carex panicea</i>	. .	+	. .	. .	. .
	<i>Cladium Mariscus</i>	. .	. .	. .	. .	1 2
Gt	<i>Spiranthes aestivalis</i>	. .	. .	. .	. .	+
H	<i>Drosera intermedia</i>	. .	. .	. .	. .	+
	<i>Rhynchospora alba</i>	. .	. .	. .	. .	2 3
M	<i>Ctenidium molluscum</i>	. .	. .	1 3	. .	. .
	<i>Aneura pinguis</i>	. .	+	. .	. .	. .
Nph	(<i>Myrica Gale</i>).....	. .	. .	. .	. .	1 3

H	<i>Holcus lanatus</i>	+	.	1	2	+	.	.	+	.	1	1	.	3	2	2	1	1	.	1	2	.	4
	<i>Lotus uliginosus</i>	1	1	.	.	.	.	.	2	1	2	1	3	2	1	2	2	2	.	3	2	+	3
	<i>Scutellaria minor</i>	+	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	3
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	2	1	2	2	1	1	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
	<i>Agrostis canina</i>	.	.	1	2	1	2	.	2	2	2	2	1	2	.	.	.	.	.	.	.	+	3
Nph	<i>Erica tetralix</i>	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
H	<i>Achillea plurmica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
	<i>Anthraxanthum odoratum</i>	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
M	<i>Aulacomnium palustre</i>	.	.	3	3	.	.	.	1	2	.	.	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.	2
	<i>Scleropodium purum</i>	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	1	3	.	.	.	.	.	.	.	+	2
Gl	<i>Orehis maculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
H	<i>Cirsium palustre</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
	<i>Agrostis alba</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
	<i>Danthonia decumbens</i>	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
M	<i>Sphagnum cymbifolium</i>	3	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	4	.	.	.	.	.	.	.	.	2
	<i>Calypogeia Trichomanis</i>	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	2
H	<i>Angelica silvestris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Lobelia urens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Mentha aquatica</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Lycopus europaeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Wahlbergia hederacea</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	3	3	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Galium palustre</i>	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Betonica officinalis</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
M	<i>Polytrichum commune</i>	2	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Acrocladium cuspidatum</i> ...	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	<i>Sphagnum subsecundum</i> ...	.	.	.	.	.	.	.	3	3	1	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Grh	<i>Carex ampullacea</i>	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1

Observés une fois : H *Polygala serpyllacea* (9), *Stellaria uliginosa* (10); Grh *Juncus conglomeratus* (4), *Eriophorum angustifolium* (1), *Carex Goodenoughii* (10), *C. panicea* (3); M *Dicranum scoparium* (1), *Mnium affine* (?), *Drepanocladus fluitans* var. *julcatus* (5), *Hylocomium splendens* (3), *Sphagnum plumulosum* (1), *Aneura pinguis* (7).

L'association a le centre de son aire et son maximum de richesse dans le Domaine médio-européen, où les phytogéographes ont parfois distingué deux associations, un *Schaenetum nigricantis* et un *Juncetum obtusiflori*; dans les parties montagnardes de ce domaine, le *Schaenetum* passe par un stade terminal à *Schaenus ferrugineus*.

2. JUNCETUM SILVATICI

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Le *Juncetum silvatici* occupe les substratums acides et continuellement humides, dont la pente permet le renouvellement de l'eau, qu'ils soient tourbeux ou minéraux; beaucoup moins localisé que l'association précédente, il se rencontre dans trois types de stations différentes.

1° Il entre dans le complexe des tourbières des sables du Perche où il occupe des surfaces souvent restreintes au voisinage des suintements acides ou dans les dépressions, en contact avec les vasques à *Helodes*, la Bruyère à Sphaignes, le *Molinietum* ou le *Schaeneto-Juncetum*.

2° Il forme la végétation des petites taches humides non ou à peine tourbeuses des plateaux d'argile à silex et des pentes de sables du Perche, souvent détériorées par la transformation en prairies.

3° Dans les ceintures supérieures de végétation des étangs oligotrophes et dystrophes, il occupe les parties demeurant humides en été, généralement au voisinage de suintements; il se juxtapose alors au *Molinietum* et à l'*Agrostidetum caninae* plus secs, ou à un *Sphagnetum* fragmentaire (voir fig. 9).

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Le *Juncetum silvatici* des tourbières possède 20 Phanérogames sur 38 en commun avec le *Schaenetum*, comme le montre le tableau 40. Il n'a que deux caractéristiques propres, encore que celles-ci ne soient que préférantes; l'ensemble floristique est cependant très homogène, comme le montrent les degrés de présence élevés.

Le *Juncetum* des étangs est plus pauvre que celui des tourbières; le tableau 41 montre la présence parmi les espèces compagnes, d'espèces du *Magnocaricetum* et de l'*Heleochareto-Litorelletum* voisins.

TABLEAU 41. — *JUNCETUM SILVATICI*

Variété des étangs.

1 : étang de Maunit à Marchainville.

Basse-Normandie et Bas-Maine : 2 : étang des Rablais près Alençon ; 3 : étang de la Guibonnière à la Flèche.

		1	2	3
	Substr. géologique :	M	.	.
	Surface en mq. :	100	25	35
	CARACTÉRISTIQUES :			
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	4 4	4 4	4 3
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :			
H	<i>Molinia caerulea</i>	2 2	2 2	2 1
	<i>Carum verticillatum</i>	+ .	2 1	1 1
	<i>Cirsium anglicum</i>	1 1	1 1	2 1
	<i>Scabiosa Succisa</i>	. .	1 1	+ .
	<i>Galium uliginosum</i>	. .	. .	+ .
	COMPAGNES :			
H	<i>Ranunculus flammula</i>	2 2	1 1	2 1
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	3 3	3 2	2 2
	<i>Agrostis canina</i>	2 1	+ .	1 1
	<i>Lotus uliginosus</i>	. .	1 1	2 1
	<i>Potentilla erecta</i>	. .	1 1	2 1
	<i>Mentha aquatica</i>	. .	1 2	1 1
Grh	<i>Iris pseudacorus</i>	+ .	+ .	. .
	<i>Carex panicea</i>	+ .	. .	+ .
Nph	<i>Salix repens angustifolia</i>	. .	1 2	. .
H	<i>Comarum palustre</i>	+ .	. .	. .
	<i>Galium palustre</i>	+ .	. .	. .
	<i>Achillea ptarmica</i>	. .	+ .	. .
	<i>Lobelia urens</i>	. .	. .	+ .
	<i>Mentha arvensis</i>	1 1	. .	. .
	<i>Veronica scutellata</i>	+ .	. .	. .
	<i>Scutellaria galericulata</i>	. .	+ .	. .
	<i>Lycopus europaeus</i>	. .	+ .	. .
	<i>Lythrum Salicaria</i>	. .	1 1	. .
	<i>Carex Oederi</i>	1 1	. .	. .
	<i>Carex pulicaris</i>	. .	. .	+ .
Gt	<i>Orchis maculata</i>	. .	. .	+ .
Grh	<i>Juncus conglomeratus</i>	. .	. .	+ .
	<i>Carex vesicaria</i>	+ .	. .	. .

3. STRATIFICATION ET FACIES.

La stratification du *Juncetum silvatici* diffère seulement de celle de l'association précédente :

1° par une strate muscinale moins constante (nulle dans la variété des étangs) où les Hypnacées cèdent parfois le pas aux Sphaignes ;

2° par la quasi absence de la strate herbacée supérieure, où l'on n'observe que *Cirsium palustre*.

Le seul facies herbacé est celui à *J. silvaticus*, constant et dominant.

4. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE DE L'ASSOCIATION.

Le *Juncetum silvatici* a un caractère occidental sensiblement plus accentué que l'association précédente par la présence de 7 espèces atlantiques, soit 18% de la variété des tourbières, et par l'abondance particulière de son espèce dominante dans le Domaine atlantique. La caractéristique *Epilobium palustre* est de tendance circum-boréale.

L'association est répandue dans tous les territoires siliceux du Domaine atlantique, où elle a été souvent analysée.

3. MOLINIETUM CAERULEAE ATLANTICUM

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Le *Molinietum* est aussi peu localisé topographiquement que le *Juncetum silvatici* :

1° Dans les tourbières des sables du Perche, il couvre les parties les moins humides, formant une bande presque continue au voisinage des suintements (ph. 1, pl. XXI) ou des taches restreintes au milieu des tourbières dans les endroits où l'accumulation de tourbe diminue l'humidité (voir coupes, fig. 10) ;

2° il couvre la plus grande surface des ceintures externes de végétation des étangs dystrophes et oligotrophes (1), où il passe extérieurement à des groupements silvatiques ou de lande ;

3° il peut se constituer à l'état plus ou moins fragmentaire dans les clairières des bois sur sol frais et acide.

(1) Réduit parfois à une marge étroite, il peut aussi couvrir de larges surfaces autour des étangs à rives en pente très faible et déboisées des plateaux d'argile à silex (Haut-Plain, Mare-au-Loup, etc.) (ph. 1, pl. XIX).

TABLEAU 42. — *MOLINIETUM CAERULEÆ ATLANTICUM.*

Variété des tourbières alcalines.

1 à 4 : tourbière de Culoiseau à Moutiers-au-Perche ; 5, 6, : tourbière des Minières à Regmalard ; 7 : tourbière de la Grande-Trappe.

		1	2	3	4	5	6	7
	Exposition :	plat	plat	plat	SW	plat	NE	plat
	Pente :	—	—	—	5°	—	5°	—
	pH (tourbe à la surf.)	. . .	. . .	6,7	6,3	6,9	. . .	. . .
	Surface en mq. :	50	25	100	100	100	100	80
	CARACTÉRISTIQUES :							
H	<i>Molinia caerulea</i>	4 4	4 4	3 3	3 3	3 3	4 3	3 3
	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	+ .	1 1	1 1	. .	. .	1 1	. .
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE							
H	<i>Cirsium anglicum</i>	1 1	. .	2 1	1 1	2 2	1 2	3 2
	<i>Carum verticillatum</i>	. .	. .	1 1	1 1	+°.	1 1	+ .
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	. .	1 2	3 3	3 3	. .	3 2	2 2
II	<i>Galium uliginosum</i>	. .	. .	+	1 1	. .	1 1	2 1
	<i>Scabiosa Succisa</i>	1 1	. .	. .	. .	1 1	1 1	1 1
M	<i>Campylium stellatum</i>	3 3	. .	. .	. .	. .	. .	. .
	COMPAGNES PRINCIPALES :							
H	<i>Potentilla erecta</i>	. .	2 1	1 1	1 1	1 1	1 1	2 1
	<i>Selinum Carvifolia</i>	. .	. .	1 1	1 1	1 1	2 1	. .
Nph	<i>Erica tetralix</i>	. .	. .	. .	1 2	1 2	+	. .
H	<i>Angelica silvestris</i>	. .	. .	1 2	1 1	+	. .	. .
	<i>Eupatorium Cannabinum</i>	. .	+	. .	. .	1 2	+	. .
Grh	<i>Juncus obtusiflorus</i>	1 2	. .	+	. .	2 2	. .	. .
	<i>Epipactis palustris</i>	. .	+	. .	. .	+	. .	+
	<i>Equisetum maximum</i>	. .	1 1	. .	. .	1 1	+	. .
Nph	<i>Ulex Europæus</i>	. .	. .	+	1 2	. .	. .	. .
	<i>Genista tinctoria</i>	. .	. .	. .	. .	. .	+	1 1
	<i>Genista anglica</i>	. .	. .	1 2	2 2	. .	. .	. .
H	<i>Parnassia palustris</i>	1 1	. .	. .	. .	. .	. .	2 1
	<i>Lotus uliginosus</i>	. .	. .	1 2	2 2	. .	. .	. .
	<i>Centaurea pratensis</i>	. .	. .	+	. .	1 1	. .	. .
	<i>Mentha aquatica</i>	1 1	2 2	. .	. .	. .	. .	. .
	<i>Schaenus nigricans</i>	1 2	. .	+	. .	. .	. .	. .
	<i>Carex pulicaris</i>	. .	. .	. .	+	. .	. .	+
	<i>Brachypodium pinnatum</i>	. .	. .	+	. .	1 2	. .	. .
Gt	<i>Orchis maculata</i>	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .
Grh	<i>Equisetum palustre</i>	3 2	. .	. .	+	. .	. .	. .
M	<i>Fissidens adiantoides</i>	+	. .	. .	+	. .	. .	. .

Observés ne fois: H *Polygala vulgaris* (2), *Hydrocotyle vulgaris* (4), *Lobelia urens* (2), *Betonica officinalis* (5), *Luzula congesta* (2), *Leontodon Hispidum* (7), *Danthonia decumbens* (3), *Carex distans* (4), *C. echinata* (4); Gt *Gymnadenya conopea* (7); *Coeloglossum viride* (7); Grh *Carex panicea* (7), *Phragmites communis* (1); M *Acrocladium cuspidatum* (4), *Ctenidium molluscum* (1), *Drepanocladus intermedius* (1), *Cephalozia bicuspidata* (4).

TABLEAU 43. — *MOLINIETUM CAERULEÆ ATLANTICUM*

Variété des tourbières acides et des clairières.

1 : la Grande-Trappe ; 2, 7 : tourbière de Gannes à l'Hôme-Chamondot ; 3, 4 : les minières à Regmalard ; 5 : source du Rilley à Planches ; 6 : Culoiseau à Moutiers ; 8 : bois de Cherré ; 9 : bois de Céton.

Basse-Normandie : 10 : Tourbière de la Lande-de-Goulte, massif d'Ecouves.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	Exposition :	plat	plat	NE	plat	SE	W	N	plat	plat	plat	Présence
	Pente :	—	—	5°	—	10°	5°	10°	—	—	—	
	Substratum géol. :	t	t	t	t	t	t	t	C ₃	e _v	t	
	pH (tourbe en surf.) :	. .	4,2	6,0	5,4	. .	5,1	5,0	5,2	. .	. .	
	Surface en m ² :	100	50	100	50	50	50	50	100	100	100	
	CARACTÉRISTIQUES :											
H	<i>Molinia caerulea</i>	3 4	4 3	4 4	4 4	4 4	4 4	4 4	3 3	4 4	4 3	5
	<i>Gentiana pneumonanthe</i> ..	. .	. .	1 1	1 1	. .	. .	1 1	1 1	. .	. .	3
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :											
H	<i>Cirsium anglicum</i>	3 2	2 1	2 1	1 1	1 1	. .	. .	1 2	. .	2 2	4
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	3 3	3 3	3 2	2 2	2 2	1 2	. .	. .	. .	1 2	4
H	<i>Carum verticillatum</i>	1 1	1 1	1 2	1 1	+	. .	. .	. .	. .	2 1	3
	<i>Scabiosa Succisa</i>	. .	1 1	. .	+	. .	. .	. .	2 1	+	1 1	3
	<i>Scorzonera humilis</i>	. .	1 1	2 1	. .	1 1	. .	1 1	. .	. .	1 1	3
	<i>Luzula congesta</i>	. .	+	+	+	+	. .	. .	. .	. .	+	3
	<i>Galium uliginosum</i>	+	1 1	+	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	2
	COMPAGNES PRINCIPALES :											
H	<i>Potentilla erecta</i>	1 1	2 2	3 1	2 1	2 2	2 1	2 1	1 1	+	2 1	5
Nph	<i>Erica tetralix</i>	1 2	2 3	1 2	. .	1 2	1 2	2 3	2 2	2 2	+	5
	<i>Calluna vulgaris</i>	. .	. .	. .	. .	+	1 2	2 3	2 3	2 3	+	3
	<i>Genista anglica</i>	1 2	. .	. .	. .	. .	+	. .	1 2	. .	1 2	2
H	<i>Agrostis canina</i>	1 1	+	. .	. .	1 1	. .	. .	. .	. .	1 2	2
	<i>Lotus uliginosus</i>	+	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	2
P	<i>Quercus pedunculata</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 2	2 2	. .	1
	<i>Betula verrucosa</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	1 2	. .	1
	<i>Populus Tremula</i>	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	+	+	. .	1
Nph	<i>Ulex nanus</i>	. .	. .	+	. .	. .	1 2	. .	. .	. .	. .	1
	<i>Genista tinctoria</i>	. .	. .	. .	. .	1 2	. .	. .	. .	. .	+	1
H	<i>Carex distans</i>	. .	. .	+	+	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1
	<i>Danthonia decumbens</i> ...	1 1	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	. .	1 1	1

Observés une fois : P *Quercus sessilis* (9), *Rhamnus Frangula* (9), *Betula pubescens* (2) ; Nph *Ulex Europaeus* (5), *Salix repens latifolia* (1) ; H *Ranunculus flammula* (1), *Hydrocotyle vulgaris* (1), *Eupatorium Cannabinum* (6), *Belonica officinalis* (8), *Achillea ptarmica* (1), *Scutellaria minor* (2), *Teucrium Scorodonia* (9), *Anthoxanthum odoratum* (3), *Holcus lanatus* (3), *Nardus stricta* (10) ; Gt *Orchis maculata* (3) ; Grh *Carex panicea* (1), *Equisetum palustre* (6) ; M *Aulacomnium palustre* (10), *Dicranum scoparium* (9), *Scleropodium purum* (9), *Stereodon cupressiforme* (10), *Sphagnum acutifolium* (7), *Sph. subsecundum* (10).

TABLEAU 44. - *MOLINIETUM CAERULEÆ ATLANTICUM*

Variété des étangs.

1 : étang de Maunit à Marchainville ; 2 : étang du Haut-Plain à Moussonvilliers ;
 3 : la Grande-Trappe ; 4 : étang des Boustières en forêt de Longny ; 5 : étang
 de la Mare-au-Loup en forêt de Vibraye.

		1	2	3	4	5
	Substratum géologique :	M	M	M	M	M
	pH :	. .	5,1	5,5	4,5	4,8
	Surface en m ² :	100	200	100	100	200
	CARACTÉRISTIQUES :					
H	<i>Molinia caerulea</i>	4 4	4 4	4 3	5 4	4 4
	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1 1	+	1 1	1 1	1 1
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :					
H	<i>Carum verticillatum</i>	1 1	1 1	2 1	. .	1 1
	<i>Scabiosa Succisa</i>	2 1	. .	+	1 2	+
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	+	1 2	+	. .	+
H	<i>Cirsium anglicum</i>	2 2	1 1	. .	. .	1 2
	COMPAGNES :					
Nph	<i>Erica tetralix</i>	1 2	+	1 2	2 3	2 3
	<i>Calluna vulgaris</i>	. .	1 2	. .	1 3	1 3
H	<i>Potentilla erecta</i>	2 1	+	. .	1 1	. .
	<i>Agrostis canina</i>	2 2	1 2	+	. .	. .
Grh	<i>Carex panicea</i>	+	. .	1 1	. .	1 2
M	<i>Sphagnum Gravetii</i>	. .	1 2	1 2	1 3	. .
H	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	. .	1 2	1 2	. .	. .
	<i>Achillea ptarmica</i>	+	+	. .	. .	. .
	<i>Danthonia decumbens</i>	. .	+	. .	. .	+
P	<i>Salix aurita</i>	. .	. .	. .	. .	+
	<i>Betula pubescens</i>	. .	. .	. .	. .	+
H	<i>Ranunculus flammula</i>	. .	. .	1 1	. .	. .
	<i>Lotus uliginosus</i>	+	. .	. .	. .	. .
	<i>Galium palustre</i>	. .	. .	+	. .	. .
	<i>Carex Oederi</i>	. .	. .	+	. .	. .
	<i>Deschampsia setacea</i>	. .	. .	2 2	. .	. .
Gt	<i>Orchis maculata</i>	. .	. .	+	. .	. .
Grh	<i>Juncus conglomeratus</i>	. .	+	. .	. .	. .
M	<i>Acrocladium cuspidatum</i>	. .	. .	+	. .	. .
	<i>Sphagnum cymbifolium</i>	. .	. .	. .	. .	1 3

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Si l'association est riche en caractéristiques d'alliance, elle est très pauvre en caractéristiques propres : *Gentiana pneumonanthe* est élective ; la molinie, qui y acquiert son maximum de densité et de vitalité, en est préférante. L'analyse floristique décèle dans le cortège d'accessoires des différences notables liées à des variétés d'association.

1° Une variété alcaline est localisée dans les grandes tourbières au voisinage du *Schaeneto-Juncetum*, dont elle dérive par assèchement ; le tableau 42, qui donne sa composition floristique, montre de nombreuses espèces survivantes de cette association, mais toujours éparses et de vitalité réduite.

2° Une variété acide des tourbières sur sables du Perche voisine avec les associations de lande ou le *Juncetum silvatici* ; le tableau 43 donne la composition floristique de ce *Molinietum* dont le cortège d'accessoires, différant sensiblement de celui du *Molinietum* alcalin, rappelle beaucoup celui du *Juncetum silvatici* dont il dérive souvent par assèchement (phot. 1, pl. XXI).

3° Une variété acide des étangs est moins riche que celle des tourbières (tableau 44) (phot. 1, pl. XIX).

4° Une variété acide silvatique a son origine dans un déboisement, attesté par la présence de *Teucrium Scorodonia*, *Peucedanum gallicum*, *Pulmonaria*, etc. (rel. 8 et 9, tabl. 43).

3. STRATIFICATION ET FACIES.

La stratification du *Molinietum* montre que la strate muscinale est souvent absente, la strate herbacée inférieure très réduite (*Polygala*, *Parnassia*) et la strate herbacée moyenne dense et dominée par la molinie qui constitue l'unique facies de l'association.

4. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE DE L'ASSOCIATION.

Le *Molinietum atlanticum* comprend dans nos relevés 10 espèces atlantiques, soit 23% dans la variété sur tourbe acide. Malgré la présence de *Gentiana pneumonanthe*, d'origine médio-européenne, il s'éloigne du *Molinietum* médio-européen de caractère occidental presque nul et d'affinités orientales accentuées, qui a été d'ailleurs isolé en une alliance particulière, le *Molinion caeruleae*. Le *Molinietum atlanticum* est très répandu dans notre Domaine, où il a été plusieurs fois analysé, mais considéré comme un « groupement

dégradé » ou un « stade intermédiaire », et non comme une association autonome (ALLORGE, 1922 ; GAUME, 1924).

4. AGROSTIDETUM CANINAE

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Cette association, décrite pour la première fois par GADECEAU au lac de Grandlieu (1909), est localisée, dans le Perche, dans la ceinture externe de végétation des étangs oligotrophes où elle forme une bande plus ou moins étroite et discontinue entre la grève à *Heleocharis* et le *Molinietum* (fig. 9, coupe 3), et plus rarement dans les étangs dystrophes à la partie supérieure de l'*Helodeto-Sphagnetum*.

Autour de certaines mares des plateaux d'argile à silex, on en observe aussi des fragments dans les mêmes conditions topographiques (fig. 7) (1).

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Le tableau 45 montre une association individualisée par la présence de trois caractéristiques, *Agrostis canina* dominante, mais seulement préférante, les deux autres exclusives. C'est à tort qu'ALLORGE et GAUME ont confondu l'*Agrostidetum* en une seule association avec le *Juncetum silvatici* ; le coefficient de communauté entre les deux groupements dans les étangs percherons n'est que de 38%, alors qu'il s'élève à 47% entre le *Juncetum* et le *Molinietum*.

Les compagnes sont en partie des espèces des associations voisines, *Caricetum*, *Helodeto-Sphagnetum* ou *Heleochareto-Litorelletum*.

3. STRATIFICATION ET FACIES.

L'association typique ne possède pas de strate muscinale ; dans les étangs dystrophes, il peut cependant se superposer à la strate de Sphaignes de l'*Helodeto-Sphagnetum* voisin. La strate inférieure herbacée peut être assez dense ; la strate supérieure est peu élevée et généralement dense.

4. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE DE L'ASSOCIATION.

L'*Agrostidetum caninae*, avec 8 espèces atlantiques, soit 23%, et une espèce dominante particulièrement abondante dans le Domaine atlantique, a une aire nettement occidentale ; il est presque

(1) Les peuplements d'*Agrostis canina*, *alba* ou *vulgaris* des lignes herbeuses et clarières des plateaux d'argile à silex n'ont aucun rapport avec cette association.

TABLEAU 45. — *Agrostidetum caninæ*.

1 : étang de Rudelande à la Poterie-au-Perche ; 2 : étang du Haut-Plain à Moussonvilliers ; 3 : étang de la Panne, bois de Marchevert ; 4 : étang de la Falarde à Moussonvilliers ; 5 : étang des Boustières, forêt de Longny.

Basse-Normandie : 6 : étang des Rablais près d'Alençon ; 7 : étang de Vrigny, au Nord du massif d'Ecouves.

		1	2	3	4	5	6	7
	pH :	5,3	. .	4,9	5,2	4,4	. .	. .
	Substr. géol. :	M	M	M	M	M	. .	. .
	Surface en m ² :	25	20	10	100	20	25	16
	CARACTÉRISTIQUES :							
H	<i>Agrostis canina</i>	4 3	4 3	4 4	2 3	3 3	4 3	5 4
	<i>Deschampsia setacea</i>	3 2	2 2	2 3	4 3	+	1 1	. .
	<i>Galium palustre debile</i>	. .	. .	2 2	. .	. .	. .	—
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :							
H	<i>Molinia caerulea</i>	1 3	1 2	1 2	+	+	2 3	1 2
	<i>Carum verticillatum</i>	2 1	2 1	1 1	+	. .	2 1	. .
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	1 2	1 2	. .	+	3 3	—	. .
H	<i>Cirsium anglicum</i>	. .	+	. .	. .	. .	2 2	. .
	<i>Scabiosa Succisa</i>	. .	. .	. .	. .	. .	1 1	. .
	<i>Scorzonera humilis</i>	. .	. .	. .	. .	. .	+	. .
	COMPAGNES PRINCIPALES :							
H	<i>Ranunculus flammula</i>	1 1	1 2	1 1	2 2	. .	. .	. .
	<i>Lotus uliginosus</i>	+	+	. .	. .	. .	. .	2 2
	<i>Potentilla erecta</i>	. .	+	. .	. .	. .	1 1	+
Nph	<i>Erica tetralix</i>	. .	1 2	. .	. .	. .	1 2	. .
H	<i>Helodes palustris</i>	. .	. .	2 3	+	. .	. .	. .
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	1 2	2 2	1 2	1 2	3 2	. .	. .
	<i>Achillea ptarmica</i>	1 1	. .	. .	. .	. .	. .	—
	<i>Thrinicia hirta</i>	1 2	. .	. .	. .	. .	. .	+
	<i>Scutellaria minor</i>	1	+	. .	. .	. .	. .	. .
	<i>Mentha arvensis</i>	. .	. .	. .	2 3 ¹	. .	. .	1 2
	<i>Lycopus europaeus</i>	. .	. .	+	+	. .	. .	. .
	<i>Carex Oederi pygmaea</i>	1 2	. .	. .	. .	. .	. .	. .
Grh	<i>Carex panicea</i>	. .	+	. .	. .	. .	1 1	. .

(1) Avec × *M. verticillata* L. (= *aquatica* × *arvensis*).

Observés une fois : P *Salix cinerea* (1); Nph *Salix repens angustifolia* (6); H *Hypochaeris radicata* (1), *Erythraea Centaurium* (7), *Gentiana pneumonanthe* (6), *Carex echinata* (2), *Anthoxanthum odoratum* (1); Grh *Heleocharis multicaulis* (4), *Carex vesicaria* (3); M *Sphagnum Gravetii* (5).

TABLEAU 46. — *Parvocaricetum distantis*.

1, 2 : Tourbière de Brotz à l'Hôme-Chamondot ; 3, 4 : tourbière de Culoiseau à Moutiers-au-Perche.

		1	2	3	4
	pH :	4,9	4,8	6,4	6,7
	Surface en m ² :	100	100	50	50
	CARACTÉRISTIQUES :				
H	<i>Carex distans</i>	4 3	3 3	1 3	4 1
	<i>Carex pulicaris</i>	2 1	1 1	. .	. .
	CARACTÉRISTIQUES DE l'ALLIANCE :				
H	<i>Molinia caerulea</i>	2 2	1 2	2 2	1 1
	<i>Cirsium anglicum</i>	2 1	3 2	3 3	1 1
	<i>Galium uliginosum</i>	+	+	+	. .
	<i>Carum verticillatum</i>	+	1 1	. .	. .
	<i>Scabiosa Succisa</i>	+	. .	. .	2 2
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	2 2	1 2	. .	. .
	COMPAGNES :				
H	<i>Potentilla erecta</i>	1 1	2 1	1 1	2 1
Nph	<i>Erica tetralix</i>	2 2	2 3	3 2	+
H	<i>Lotus uliginosus</i>	+	1 1	. .	. .
	<i>Eupatorium Cannabinum</i>	. .	. .	+	+
	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	. .	+	+	. .
	<i>Mentha aquatica</i>	. .	+	. .	1 1
	<i>Schaenus nigricans</i>	. .	. .	1 2	2 2
	<i>Briza media</i>	. .	+	. .	1 1
Gt	<i>Orchis maculata</i>	1 1	+	. .	. .
Nph	<i>Ulex nanus</i>	. .	. .	2 2	. .
	<i>Genista tinctoria</i>	1 2	. .	. .	. .
H	<i>Parnassia palustris</i>	. .	. .	. .	2 1
	<i>Polygala vulgaris</i>	. .	. .	. .	+
	<i>Selinum Carvifolia</i>	. .	. .	+	. .
	<i>Centaurea pratensis</i>	. .	. .	. .	+
	<i>Angelica silvestris</i>	. .	. .	+	. .
	<i>Betonica officinalis</i>	. .	. .	. .	+
	<i>Carex echinata</i>	. .	. .	. .	+
	<i>Holcus lanatus</i>	. .	+	. .	. .
	<i>Danthonia decumbens</i>	. .	2 1	. .	. .
	<i>Agrostis canina</i>	. .	+	. .	. .
	<i>Festuca elatior</i>	. .	+	. .	. .
Gt	<i>Gymnadenia conopsea</i>	. .	. .	+	. .
	<i>Platanthera bifolia</i>	. .	+	. .	. .
Grh	<i>Epipactis palustris</i>	1 1	. .	. .	. .
	<i>Juncus obtusiflorus</i>	. .	. .	. .	2 2
	<i>Carex panicea</i>	1 1	. .	. .	. .
	<i>Carex glauca</i>	. .	. .	+	. .
	<i>Eriophorum latifolium</i>	+	. .	. .	. .
	<i>Pteridium aquilinum</i>	. .	. .	1 1	. .
T	<i>Linum catharticum</i>	. .	. .	. .	+

constant autour des étangs siliceux à grève, et on l'observe parfois dans les landes humides à l'état plus ou moins fragmentaire.

5. *PARVOCARICETUM DISTANTIS*

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Cette association, qui succède par assèchement au *Schaenetum*, s'observe en taches plus ou moins réduites dans les parties sèches de certaines tourbières des sables du Perche (Culot-seau. Brotz).

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Ses affinités avec les autres associations des tourbières à Hypnacées sont marquées par la présence des caractéristiques d'alliance ; mais l'association prend son individualité par la dominance des petits *Carex*, dont certains sont par leur abondance des caractéristiques préférantes. Le cortège floristique décèle deux variétés écologiques, une alcaline avec nombreuses survivantes du *Schaenetum* (rel. 3 et 4), l'autre acide avec des espèces pionnières de la lande à Ajoncs (rel. 1 et 2).

3. STRATIFICATION ET FACIES.

La strate muscinale est rarement présente ; la strate herbacée, dense et basse, est dominée par les petits *Carex*, rarement par *Cirsium anglicum*.

4. ORIGINE DE LA FLORE ET AIRE DE L'ASSOCIATION.

Le *Parvocaricetum distantis* a des affinités médio-européennes plutôt qu'atlantiques. ISSLER (1932) a décrit dans le ried ello-rhénan un *Parvocaricetum* à *Carex Hornschuchiana* dominant et *C. distans*, *panicea*, *glauca* et *tomentosa* subordonnés, qui est voisin du nôtre ; le premier de ces *Carex* préfère dans le Nord-Ouest de la France l'association plus humide du *Schaenetum*.

6. *PARVOCARICETUM GOODENOUGHII*

Cette association succède par assèchement à la tourbière acide, *Sphagnetum* ou *Juncetum silvatici*. Nous n'en avons observé dans le Perche qu'un exemple :

Gannes : pente légère sur tourbe humide. 80 mq. :

CARACTÉRISTIQUES D'ASSOCIATION ET D'ALLIANCE : *Carex Goodenoughii* 4.5, *Galium uliginosum* +, *Scabiosa Succisa* +, *Dicranum Bonjeanii* +.

COMPAGNES : *Potentilla erecta* 3.2, *Sphagnum acutifolium* 2.4, *Aulacomnium palustre* 2.4, *Waltembergia hederacea* 1.2, *Erica tetralix* (2.2), *Juncus squarrosus* 1.3, *Eriophorum vaginatum* 1.2, *Anthoxanthum odoratum* 1.3, *Orchis maculata* +, *Juncus silvaticus* +, *Luzula congesta* +, *Stereodon cupressiforme* +.

Ce *Parvocaricetum* représente ici un des nombreux groupements d'assèchement de la Bruyère à Sphaignes. Le relevé qu'en a donné ALLORGE dans le massif de Mulonne (1924-25) est plus proche du *Juncetum silvatici*. Le cortège floristique de cette association en fait un groupement atlantique, forme appauvrie d'un groupement montagnard bien individualisé (BRAUN, 1915 ; ALLORGE et DENIS, 1927) décrit parfois sous le nom de *Caricetum fuscae*.

B. SYNÉCOLOGIE DES ASSOCIATIONS DE TOURBIÈRES ET PRAIRIES MOUILLÉES A HYPNACÉES

1. CARACTÈRES MICROCLIMATIQUES

La densité habituelle de la strate supérieure provoque une modification sensible du microclimat au niveau des strates inférieures de végétation.

1. LUMINOSITÉ.

La réduction de luminosité provoquée par la strate supérieure peut être importante : ainsi nous avons noté, le 24-VII-36 à 14 heures, une réduction à 74% au niveau d'*Acrocladium cuspidatum* sous une strate dense de *Juncus silvaticus*. Les espèces des strates inférieures herbacée et muscinale sont très tolérantes vis-à-vis de l'intensité lumineuse reçue et un certain nombre se voient jusque dans les aulnaies. Les espèces de la strate supérieure sont au contraire en majorité des héliophiles au moins préférantes qui disparaissent sous le couvert d'une strate arbustive.

2. TEMPÉRATURE DU SOL.

Celle-ci demeure basse et constante, sous la double influence de la protection par la végétation, Muscinées en particulier, et surtout du contenu en eau élevé du substratum.

3. TEMPÉRATURE DE L'AIR.

La température de l'air au voisinage du sol subit des variations parallèles à celle du sol, dans le sens d'une uniformisation : elle est moins élevée de jour et davantage de nuit que celle de l'air libre

sus-jacent, comme le montrent les mesures de la marche diurne de la température données au tableau 47.

Le sol semble jouer dans la régulation de la température un plus grand rôle que la végétation herbacée, car dans les parties abritées du vent à végétation herbacée rare (*Schaenetum Hypnetysum*) la température ne s'élève pas davantage que dans les parties voisines à végétation dense. Le phénomène inverse d'augmentation de l'amplitude thermique au voisinage du sol se produit sur les sols

TABLEAU 47. — Marche diurne de la température de l'air dans la tourbière à *Hypnacées*.

Schaeneto- Juncetum :	9 h. 40	10.40	11.35	12.30	14.5	15.40	17.5	17.55
150 cm.	17°8	19°3	20°5	19°3	18°3	22°0	19°8	19°5
5 cm.	15°5	16°6	18°2	18°0	17°8	18°5	18°5	18°8
Molinietum :	. .	10 h.50	11.50	12.50	14.10	15.55	17.15	18.0
150 cm.	. .	18°5	19°6	19°4	18°3	20°0	19°9	19°4
5 cm.	. .	17°8	18°7	18°7	17°4	18°3	18°3	16°4
Sable sec nu :	10 h.30	10.55	11.50	12.50	14.00	15.30	17.00	18.50
150 cm.	17°5	17°9	20°1	19°4	19°6	19°8	20°2	19°3
5 cm.	18°3	18°5	20°3	19°5	19°7	19°8	22°2	20°3

découverts secs, comme nous l'avons vu dans l'étude spéciale des pelouses et comme le montre l'exemple du tableau 47 ci-dessus.

La température maintenue toujours basse de la tourbe imprégnée d'eau des tourbières à *Hypnacées* et de l'atmosphère ambiante facilite probablement la survivance dans ces stations des reliques boréo-montagnardes qu'elles renferment. Elle joue un rôle dans la périodicité de la végétation, provoquant le réveil tardif de celle-ci qui garde jusqu'en mai sa physionomie hivernale. Elle joue aussi un rôle dans l'économie en eau des végétaux en diminuant la transpiration.

3. HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE.

a) *Déficit de saturation* : celui-ci diminue notablement au voisinage du sol, à cause de l'abaissement de température, mais surtout

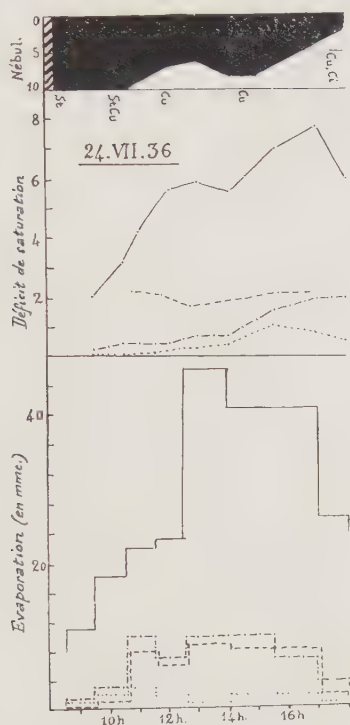


Fig. 11. — Variations diurnes du déficit de saturation et de l'évaporation sur le sable sec nu (—), dans le *Molinietum* (----), le *Tetraliceto-Sphagnetum* (- - - -) et le *Schœnetum* (.....) à 5 cm. du sol, par une journée de traîne orageuse.

[Abréviations concernant les espèces de nuages: Cu = cumulus, CuNb = cumulo-nimbus, St = stratus, StCu = strato cumulus, ACu = alto-cumulus, ASt = alto-stratus, Ci = cirrus, CiSt = cirro-stratus.]

de l'évaporation par la surface et la strate muscinale qui sature l'air à son voisinage.

Le déficit de saturation varie avec les associations selon la densité de la strate herbacée et surtout l'humidité du sol : le *Schœneto-Juncetum* et le *Juncetum silvatici* présentent au niveau du sol un déficit de saturation très faible, tandis que dans le *Molinietum* plus

sec le déficit est supérieur, comme le montre le graphique fig. 11, établi par une journée de traîne orageuse.

b) *Evaporation* : elle subit d'une association à l'autre des variations parallèles au déficit de saturation, comme le montre le graphique fig. 11 ; par rapport à un sol de sable nu voisin de la tourbière, l'évaporation dans des associations de celle-ci a été la suivante le 24-VII-36, en pourcentage :

Sable sec nu, à 5 cm.....	100
<i>Molinietum</i> (rel 1, t. 43), à 5 cm.....	24
<i>Schaeneto-Juncetum</i> (rel. 14, t. 38), à 5 cm.....	6,5

Nous ne possédons pas, avec d'autres territoires, de termes de comparaison relatifs au microclimat des associations que nous étudions ici.

Les Muscinées et les Phanérogames basses, soumises à une humidité atmosphérique constamment élevée dans le *Juncetum silvatici* et le *Schaeneto-Juncetum*, sont des hygrophytes obligatoires qui disparaissent dans le *Molinietum* plus mésophile.

En résumé, le microclimat des associations de tourbière à Hypnacées subit des modifications dues à l'humidité du sol et à la densité de la végétation, le premier facteur étant dominant dans certaines (*Schaeneto-Hypnetosum*) et le second dans d'autres (*Molinietum*) ; leur action se produit dans le même sens.

2. CARACTERES ÉDAPHIQUES

1. CONSTITUTION PHYSIQUE DU SUBSTRATUM.

Les associations que nous étudions reposent sur un sol très variable, soit purement organique et d'origine phytogène, soit presque uniquement minéral et d'origine géogène.

1° Le substratum organique est constitué par une tourbe à Hypnacées et Cypéracées-Joncées ou à Sphaignes, d'aspect différent selon l'espèce dominante ; sa constitution chimique diffère également comme l'ont montré en particulier WAKSMAN et STEVENS (1927) et KIVINEN (1934). Lorsqu'elle est accumulée sur une épaisseur notable, la tourbe est pure ou faiblement mélangée de grains de quartz provenant des sables du Perche voisins ; dans les microtourbières où elle ne forme qu'un mince revêtement, le mélange de matériaux minéraux lui donne un aspect terreux. Même dans les tourbes pures,

la perte subie par calcination diffère selon les associations: elle est maximum dans le facies à *J. obtusiflorus* du *Schaeneto-Juncetum* où elle atteint 84,3%, et dans le *Juncetum silvatici*, et diminue dans le facies à *Schaenus* (30,2 à 48,8% d'après nos mesures) pour devenir minimum dans le *Molinietum*, où elle s'abaisse jusqu'à 26%; cette diminution du pourcentage des matières organiques de la tourbe du *Molinietum* a été constatée en Suisse par ZOBRIST (1935).

2° Le substratum minéral est très varié, mais toujours mélangé d'humus, sauf dans l'*Agrostidetum* de certaines grèves. Les espèces caractéristiques des associations de tourbières et prés mouillés à Hypnacées sont presque toutes turfiques; leur localisation sur sol organique est peut-être due à ce que beaucoup d'entre elles sont des espèces à mycorhizes.

2. ESPACES PORIFÈRES, CAPACITÉ ET TENEUR EN EAU ET EN AIR.

Des séries de mesures pratiquées dans les divers facies du *Schaeneto-Juncetum* nous ont donné les résultats suivants: les espaces porifères sont considérables (85,2-94,4%), la capacité en eau très élevée (80,9-90,8%) et la capacité en air médiocre (3,1-9,1%). Le contenu en air est toujours bas (4,6-10,9%); c'est le plus faible que présentent les associations terrestres; il en résulte un défaut d'aération qui est un facteur inhibitif pour beaucoup d'espèces.

La teneur en eau subit de fortes variations d'un groupement à l'autre et dans chacun de ceux-ci.

Le *Schaenetum Hypnetosum* est constamment imbibé d'eau et même parfois submergé une partie de l'année; c'est le groupement le plus hygrophile de la tourbière à Hypnacées.

Dans le *Schaeneto-Juncetum*, l'humidité varie, d'après 12 mesures, de 171 à 558% entre 5 et 10 cm. Divers auteurs ont donné le facies à *Schaenus* comme moins hygrophile que celui à *J. obtusiflorus*, nous n'avons pu mettre cette assertion en évidence, ces deux facies paraissant surtout déterminés par la compétition entre leurs espèces sociales, comme nous le verrons plus loin. *Schaenus* vit et prospère dans les vasques à *Scirpus pauciflorus* aussi bien que le jonc; W. KOCH et ISSLER ont même décrit un *Schaenetum* infraaquatique.

Le *Juncetum silvatici* se confine aussi sur substratum très humide, subissant même parfois une submersion hivernale sur le bord des étangs.

Le *Caricetum distantis* et surtout le *Molinietum* marquent un

assèchement sensible du sol ; nous avons trouvé pour le premier un contenu en eau estival de 168 à 242%, et pour le second de 114 à 215% à 5-10 cm. de profondeur. Le contenu en eau du *Molinietum* sur sol minéral est beaucoup plus faible : nous avons noté un contenu de 37,9% en été (rel. 8, t. 43, à 5 cm.).

La forte teneur en eau et la faible teneur en air des associations les plus hygrophiles constituent un facteur limitant pour la végétation mésophile. Comme tout facteur au voisinage de sa limite de variation, l'humidité joue un rôle important dans la localisation des associations de tourbière, et leur évolution est liée en partie aux variations de ce facteur.

3. RÉACTION DU SUBSTRATUM.

La réaction du substratum joue, comme le facteur précédent, un rôle essentiel dans la localisation et l'évolution des groupements de tourbière.

a) Le *Schaenetum Hypnetosum*, transgressif sur les vasques et ruisselets à *Scirpus pauciflorus*, voit diminuer l'alcalinité de son eau d'imprégnation de la tourbe et des Mousses, comme le montre le tableau 48. Cette acidification semble provoquée par la présence d'acides humiques et le dégagement de CO² par les Mousses.

TABLEAU 48. — Acidification de l'eau de la tourbière alcaline.

Eau libre des ruisseaux :	. .	rel. 2	. .	. .	rel. 6	. .	. .
du <i>Sc. paucifloræ</i> (t. 39) :	7,2	7,2	7,3	7,1	7,1	6,2	7,4
Eau d'expression							
des mousses	. .	rel. 2	. .	. .	. .	. .	. .
du <i>Schænetum</i>							
<i>Hypnetosum</i> :	. .	7,2	. .	. .	6,6	. .	7,1
Eau d'expression							
des mousses	rel. 5	. .	rel. 1	rel. 9	. .	rel. 13	rel. 19
du <i>Schæneto-Juncetum</i> :	6,6	. .	7,2	6,4	. .	6,2	6,9

b) Le *Schaeneto-Juncetum*, dans son stade optimum sur sol tourbeux plus épais, est encore moins alcalin, comme le font ressortir les mesures du tableau 48 prises pour une même colonne à quelques centimètres de distance en un même moment. L'eau de la nappe s'élevant dans la tourbe perd en effet de son alcalinité par suite du calcaire qu'elle dépose et des acides humiques non saturés dont elle se charge. De nombreuses mesures prises dans la tourbe au niveau

des racines et dans la strate muscinale nous ont montré une amplitude ionique de 7,4 à 6,2 avec moyenne de 6,9. Pour une acidité plus forte, l'ensemble caractéristique de l'association disparaît et c'est le *Juncetum silvatici* qui est constitué.

c) Le *Juncetum silvatici* est nettement acidiphile, avec un pH variant de 4,9 à 5,5 avec moyenne de 5,2.

d) Le *Molinietum* est beaucoup plus euryonique, sa réaction s'étendant de 4,2 à 7,0, mais il se présente, comme nous l'avons vu, sous deux variétés édaphiques de cortège floristique différent selon qu'il est neutrophile ou acidiphile, le passage se faisant brusquement entre 6,0 et 6,2. Le *Molinietum* acide des étangs et des clairières oscille dans les mêmes limites que celui des tourbières : de 4,8 à 5,5.

e) Le *Caricetum distantis*, comme le *Molinietum*, présente une variante subneutrophile dont une mesure nous a fourni un pH de 6,7 et une variante acidiphile où nous avons relevé un pH de 4,8.

f) L'*Agrostidetum caninae*, sur substratum minéral siliceux, est nettement acide ; 3 mesures dans des étangs oligotrophes nous ont montré une acidité de 5,0, 5,1 et 5,3 ; une mesure sur couche tourbeuse présentait la très forte acidité de 4,4.

g) Quant au *Caricetum Goodenoughi*, dont nous n'avons observé qu'un individu, celui-ci étant sur une tourbe à Sphaignes de pH = 3,8.

Cette localisation des associations vis à vis de la réaction du substratum est moins étendue que celle des espèces qui la composent (caractéristiques exclusives mises à part). D'après leur comportement vis-à-vis de ce facteur, on peut y distinguer des neutro-basiphiles, des acidiphiles et des indifférentes.

1° Les espèces neutro-basiphiles constituent le noyau caractéristique du *Schaenetum* ; cette neutro-basiphilie est plus ou moins tolérante : certaines espèces le sont exclusivement, comme *Juncus obtusiflorus* et *Carex flava*, dont la répartition ionique est donnée au tableau 49 ; les autres sont seulement préférantes et ont été rencontrées par nous en milieu acide (*Rhynchosporietum* en particulier) : *Carex Hornschuchiana* jusqu'à 6,0, *Ctenidium molluscum* jusqu'à 5,4, *Philonotis calcarea* et *Drepanocladus intermedius* jusqu'à 5,2, etc. ; le tableau 49 en donne d'autres exemples.

TABLEAU 49. — Amplitude ionique de quelques espèces et associations de la tourbière à *Hypnacées*.

	3,0	4,0	5,0	6,0	7,0	8,0
<i>Carex flava</i>						
<i>Juncus obtusiflorus</i>	*					
<i>Schaenus nigricans</i>			---			
<i>Parnassia palustris</i>			---			
<i>Anagallis tenella</i>				---		
<i>Cirsium anglicum</i>	---	---	---			
<i>Juncus silvaticus</i>	---	---				
<i>Carum verticillatum</i>	---	---				
<i>Schaenetum Hypnetosum</i>						
<i>Schaeneto-Juncetum</i> :						
f. à <i>Schaenus</i> et à <i>Juncus</i> <i>obtusiflorus</i>						
f. à <i>Juncus silvaticus</i>						
<i>Juncetum silvatici</i>			---			
<i>Molinietum alcalin</i>						
— acide			---			

Ces observations s'ajoutent à celles faites en dehors du Perche, dans le massif de MULTONNE, de *Bryum pseudo-triquetrum* et de *Camptothecium nitens* dans les vasques à *Helodes* et le *Juncetum silvatici* (ALLORGE, 1924-25 ; LEMÉE, 1931) ; en Angleterre, de *Schaenus*, *Anagallis tenella*, *Liparis Loeselii*, *Drosera longifolia* (in TANSLEY, 1911) dans des tourbières à Sphaignes ; dans le Vexin, de *Parnassia* et d'*Eriophorum latifolium* dans la Bruyère à Sphaignes (ALLORGE, 1922), etc.

Une partie des accessoires du *Schaenetum*, ainsi que des variétés subneutres du *Molinietum* et du *Parvocaricetum* sont aussi des basiphiles-neutrophiles, dont certaines sont transgressives de groupements xérophiles (*Linum catharticum*, *Genista tinctoria*, *Brachypodium pinnatum*, etc.) ou aquatiques (*Phragmites*) : le phragmitès, qui se voit jusque dans les étangs oligotrophes et dystrophes de pH -5,0, fait défaut dans les tourbières lorsque l'acidité descend au-dessous de 6,4.

Toutes ces espèces, même les espèces originaires des pelouses calcaires, sont neutro-basiphiles plutôt que calcicoles ; l'absence des ions Ca leur est indifférente, à condition que les ions H soient saturés.

2° Les espèces acidiphiles plus ou moins exclusives constituent la majorité de la végétation du *Juncetum silvatici*, de l'*Agrostide*-

tum caninae, du *Molinietum* acide et du *Caricetum Goodenoughii*. Certaines espèces, comme *Carum verticillatum*, sont exclusivement acidiphiles (voir tableau 49), tandis que d'autres, comme *Epilobium palustre* parmi les caractéristiques, *Erica tetralix*, *Genista anglica*, *Drosera rotundifolia*, *Lobelia urens*, etc., parmi les accessoires, se voient jusque dans le *Schaenetum* et le *Molinietum* neutro-alcalin. Ces dernières semblent donc éliminées des groupements neutro-alcalins par la concurrence interspécifique plus grande plutôt que par l'alcalinité.

3° Les espèces indifférentes, euryioniques, qui ne semblent pas avoir d'optimum net dans une large échelle de réaction, sont des accessoires, la plupart des caractéristiques d'alliance (par ex. *Cirsium anglicum*, tabl. 49) et quelques caractéristiques d'association, comme *Gentiana pneumonanthe*, *Molinia caerulea*, *Carex distans*, *Juncus silvaticus* (voir tabl. 49); ce dernier forme des peuplements dans le *Schaeneto-Juncetum* jusqu'à un pH de 7,4 lorsqu'il n'entre pas en compétition avec *J. obtusiflorus*; dans le cas contraire, c'est *J. obtusiflorus* qui exclut *J. silvaticus* dont la vitalité et le pouvoir d'expansion sont plus faibles.

Au point de vue synécologique, nos résultats concordent avec ceux qui ont été obtenus dans d'autres territoires comme le ried ello-rhénan (ISSLER, 1932), le Montmorillonnais (RALLEY, 1928), la Suisse (ZOBRIST, 1936). Au point de vue auto-écologique, signalons les résultats obtenus par OLSEN (1921) concernant le *Molinia* qui présenterait au Danemark deux maxima très marqués dans sa courbe de fréquence vis-à-vis de la réaction du sol, et que nous n'avons nullement observés dans le Perche.

En résumé, la réaction du sol joue un rôle sélectif d'autant plus marqué sur la végétation que l'acidité est plus accentuée; ainsi, pour des groupements identiques quant à leur stratification et leurs espèces sociales, il y a 64 phanérogames dans le *Schaeneto-Juncetum* et seulement 38 dans le *Juncetum silvatici*, 40 dans le *Molinietum* alcalin et seulement 34 dans le *Molinietum* acide.

3. FORMES BIOLOGIQUES

Le spectre biologique des associations que nous étudions est le suivant dans le Perche :

	Schaenetum Hypn.		Schaenetum Juncetum		Juncetum silvatici		Molinietum alcalin		Molinietum acide		Parvocaricetum distanlis		Agrostidetum caninae	
Nph	1	3,5 %	3	4,7 %	1	2,6 %	4	10,0 %	6	17,6 %	3	7,7 %	1	3,5 %
H	16	57,5	43	67,3	30	78,9	26	65,0	23	67,7	25	64,1	24	82,7
G	11	39,0	19	26,5	7	18,5	10	25,0	5	14,7	10	25,6	4	13,8
T	.	.	1	1,5	.	.	.	.	.	.	1	2,6	.	.

Les Nanophanérophytes, espèces oligotrophes acidiphiles, sont des caractéristiques de la lande à Ajoncs ; c'est le *Molinietum* acide, dont l'écologie est le plus proche de l'*Ulicetum nani*, qui en possède le plus.

Les Hémicryptophytes forment spécifiquement le fond de la végétation et aussi les espèces dominantes, à l'exception des *Juncus* ; ces associations hygrophiles sont, avec les prairies mésophiles, les groupements les plus riches en hémicryptophytes.

Les Géophytes ont leur plus grande abondance dans les associations neutro-basiphiles de la tourbière ; les milieux oligotrophes, imposant une croissance lente, sont défavorables aux géophytes à tubercule dont la période de végétation est courte.

Les Thérophytes sont représentées par une seule espèce, qui est neutro-basiphile.

4. INFLUENCES ANTHROPOZOIQUES

1. ACTION SUR LES TOURBIÈRES.

a) *Transformation en prairies* : c'est surtout la partie inférieure, généralement plate, qui est transformée ; le drainage hâte l'établissement du *Molinietum*, qui couvre à la Trappe de grandes surfaces ; convenablement amendé et ensemencé, ce groupement peut être remplacé par une arrhénatéraie mésophile.

b) *Incendies* : nous avons observé dans un *Molinietum* acide des aires de 100 à 200 mq., où la tourbe, mise à nu par le feu depuis un an et desséchée en surface seulement, portait la végétation suivante :

Strate herbacée (couv. 3/10) : *Molinia caerulea* 1.2, *Epilobium spicatum* 1.3, *Eriophorum angustifolium* 1.2, *Senecio silvaticus* 1.1, *Calluna vulgaris* (1.2), *Erica tetralix* +, *Hypericum pulchrum* +, *Potentilla erecta* +, *Hypochaeris radicata* +.

Str. muscinale (couv. 3/10) : *Ceratodon purpureus* 2.3, *Polytrichum juniperinum* 1.3, *Aulacomnium palustre* +.

Ce premier stade du repeuplement, à végétation discontinue, est caractérisé par la présence éphémère de nombreuses espèces nitratophiles, que l'on retrouve dans les coupes sur sol acide humique et dans les landes incendiées.

2. ACTION SUR LES CEINTURES DE VÉGÉTATION EXTÉRIEURES DES ÉTANGS.

La transformation des étangs oligotrophes en étangs mésotrophes et eutrophes par l'apport de matières organiques ou d'amendements modifie la végétation des ceintures extérieures comme celle des ceintures internes.

1° Le *Juncetum silvatici* perd son cortège caractéristique qui est remplacé par des espèces nitratophiles et neutrophiles, constituant un groupement de valeur sociologique mal définie, dont le relevé suivant donne un exemple :

Etang du Gaillon à Randonnai (pH=6,8) :

Juncus silvaticus 3.3, *Comarum palustre* 2.1, *Lythrum Salicaria* 1.2, *Lysimachia nummularia* 1.2, *Carex paniculata* 1.2, *Achillea ptarmica* 1.2, *Scutellaria galericulata* 1.1, *Spiraea Ulmaria* 1.1, *Mentha arvensis* 1.1, *Juncus conglomeratus* 1.1, *Equisetum limosum* 1.1, *Iris pseudacorus* (1.1), *Lychnis flos-cuculi* +, *Hypericum quadrangulum* +, *Epilobium parviflorum* +, *Lycopus europaeus* +, *Lysimachia vulgaris* +.

2° L'*Agrostidetum caninae* subit des modifications parallèles, en se mélangeant de nitratophiles du *Bidentetum* (*Thrincia hirta*, *Mentha Pulegium*, etc.) ou en se transformant en un groupement eutrophe dominé par *Agrostis alba*, que nous n'avons pas observé dans le Perche ; le relevé suivant est intermédiaire entre les deux groupements :

Etang de Bois-Vinet (pH=6,9).

Caractéristiques : *Agrostis canina* 3.2, *Cirsium anglicum* 1.2, *Scabiosa Succisa* 1.1, *Carum verticillatum* 1.1, *Campyllum stellatum* 1.3.

Accessoires : *Agrostis canina* 2.2, *Juncus silvaticus* 2.3, *Acrocladium cuspidatum* 2.3, *Hydrocotyle vulgaris* 2.1, *Holcus lanatus* 2.2, *Achillea ptarmica* 1.2, *Centaurea pratensis* 1.2, *Lysimachia nummularia* 1.2, *Lotus uliginosus* 1.1, *Potentilla erecta* 1.1, *Molinia caerulea* 1.2, *Brunella vulgaris* +, *Juncus conglomeratus* +, *Anthoxanthum odoratum* +.

Des modifications semblables dues à l'établissement d'un régime

eutrophe ont été signalées en France par ALLORGE et GAUME en Sologne (1931) et par Mme REYNAUD-BEAUVERIE dans la Dombes (1935).

C. ÉVOLUTION DES TOURBIÈRES A HYPNACÉES ET DES CEINTURES EXTERNES DE VÉGÉTATION DES ÉTANGS

L'évolution naturelle des associations que nous étudions est dirigée par les variations de deux facteurs édaphiques agissant simultanément ou successivement : variation de l'humidité du sol dans le sens d'un assèchement et de sa réaction dans le sens d'une acidification. La transformation d'une association en la suivante serait ainsi progressive et lente si des espèces sociales de valeur dynamique élevée ne s'implantaient le plus souvent pour détruire l'équilibre de l'association envahie et édifier presque d'un bloc l'ensemble spécifique d'une association nouvelle. Ce facteur biotique, la compétition, n'en est pas moins dirigé par les variations de l'assèchement et de l'acidité qui permettent l'installation des espèces sociales.

1. ÉVOLUTION DE LA TOURBIÈRE ALCALINE.

Le stade initial de la tourbière alcaline à Hypnacées dans le Perche est l'association semi-aquatique des ruisseaux et vasques à *Scirpus pauciflorus* qui sont résorbées peu à peu par envahissement marginal des Hypnacées hygrophiles du *Schaenetum*, constituant la sous-association *Hypnetosum*. Cette dernière est envahie à son tour par les grandes espèces sociales, *Schaenus* et *Juncus*, qui amènent avec elles le riche cortège floristique du *Schaenetum* optimal.

Les espèces sociales de cette association entrent elles-mêmes en compétition : si le *Schaenus* est seul dominant sur les talus tourbeux en bordure des ruisselets dont la pente gêne le développement des rhizomes horizontaux des joncs (voir profil 7, fig. 10), il peut cohabiter sur sol plat un peu incliné avec les joncs, grâce à son appareil souterrain cespiteux et massif ; il n'en est pas de même entre les *Juncus obtusiflorus* et *silvaticus* qui, ayant les mêmes moyens de colonisation, ne cohabitent que rarement.

A partir du *Schaenetum* optimal, l'évolution peut diverger :

1° S'il y a acidification avant assèchement, *Juncus silvaticus*

élimine *J. obtusiflorus* lorsque le pH devient inférieur à 6,6 ; lorsque celui-ci devient inférieur à 6,2-6,0, le cortège de neutrophiles caractéristiques du *Schaenetum* disparaît à son tour, et le *Juncetum silvatici*, qui n'est autre qu'un *Schaenetum* appauvri, est constitué. Avec l'accumulation de tourbe éloignant la végétation du plan d'eau, l'assèchement s'accroît, diminuant la vitalité du jonc et de la strate muscinale ; les touffes cespitueuses de la molinie se multiplient alors et les éliminent, conservant cependant la plupart des satellites les moins hygrophiles du *Juncetum* ; la tourbe s'enrichit en matières minérales et son accumulation est terminée : la tourbière est « morte ». Les nanophanérophytes de la lande à ajoncs, d'abord éparses, deviennent peu à peu prédominantes et constituent une association que nous étudierons au chapitre suivant.

2° S'il y a assèchement avant acidification, la molinie envahit directement le *Schaenetum* pour constituer un *Molinietum* alcalin ; parfois le rôle colonisateur est tenu par les petits *Carex* rhizomateux du *Parvocaricetum distantis* qui sera le plus souvent envahi à son tour par la molinie. Le *Molinietum* s'acidifie le plus souvent, mais il demeure parfois alcalin, et est alors remplacé par un groupement affine à la prairie méso-hygrophile, avec *Brachypodium* abondant ; ce groupement, très rare dans le Perche, est fréquent dans les grandes tourbières de la plaine de Caen ; le relevé suivant provient du Perche :

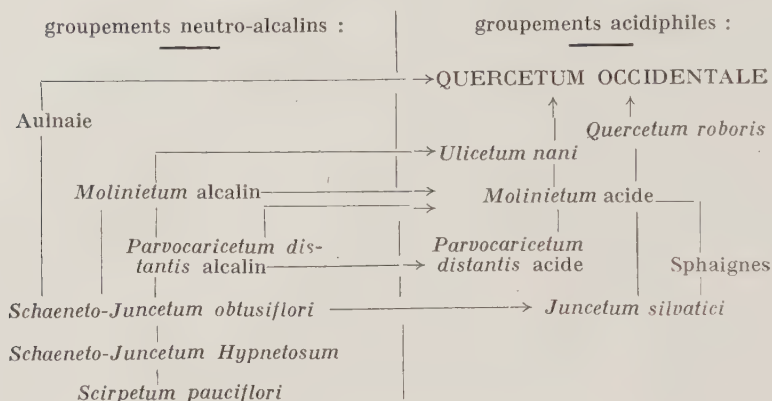
Tourbière de Culoiseau, 100 mq. ; pH=7,0.

Caractéristiques de la tourbière à Hypnacées : *Molinia caerulea* 2.2, *Schaenus nigricans* 1.2, *Selinum carvifolia* 1.1, *Cirsium anglicum* 1.1, *Scorzonera humilis* 1.1, *Epipactis latifolia* +, *Juncus obtusiflorus* +.

Accessoires : *Brachypodium pinnatum* 3.3, *Centaurea pratensis* 2.1, *Leontodon hispidum* 2.1, *Ctenidium molluscum* 2.2, *Eupatorium Cannabinum* 1.1, *Gymnadenya conopsea* 1.1, *Fissidens adiantoides* 1.1, *Carex pulicaris* +, *Briza media* +, *Danthonia decumbens* +, *Equisetum palustre* +, *Potentilla erecta* +.

3° Enfin d'autres espèces sociales peuvent s'implanter au cours de cette évolution, créant des groupements tout différents : ainsi l'invasion des Sphaignes peut créer la tourbière à Sphaignes, ou l'invasion de la végétation ligneuse amener la formation d'une aulnaie.

Le tableau suivant résume l'évolution de la tourbière alcaline :



Cette évolution est très comparable à celle qu'a observée ALLORGE dans le Vexin (1922) et, dans le Domaine médio-européen, avec des associations un peu différentes, W. KOCH (1926), ISSLER (1932), ZOBRIST (1935), etc.

2. EVOLUTION DE LA TOURBIÈRE ACIDE A HYPNACÉES.

Les stades initiaux sont ici les vasques et ruisseaux à *Helodes* et les cuvettes à *Rhynchospora*, milieux fortement acides ; aussi l'évolution du substratum a-t-elle lieu surtout dans le sens d'un assèchement.

1° Les vasques sont le plus souvent colonisées par le *Juncetum silvatici* qui, par assèchement, passe à un *Molinietum* acide ; le stade terminal de l'évolution de la tourbière acide est alors atteint d'emblée. Mais le plus souvent, l'acidité et l'humidité du *Juncetum* amènent dans la strate muscinale une exubérance des Sphaignes qui arrivent à le supplanter et constituent une association de tourbière à Sphaignes que nous étudierons au chapitre suivant. Celle-ci sera remplacée par assèchement par le *Molinietum*.

2° Les cuvettes du *Rhynchosporietum* sont le plus souvent envahies par les Sphaignes ; lorsqu'elles sont peu humides, c'est le *Molinietum* qui les colonise directement.

3. CEINTURES SUPÉRIEURES DE VÉGÉTATION DES ÉTANGS.

Les trois associations des ceintures extérieures des étangs sili-
ceux, *Juncetum silvatici*, *Agrostidetum caninae* et *Molinietum*,
évoluent au profit de ce dernier, qui supprime le *Juncetum* par
l'assèchement consécutif à l'exhaussement du sol, et l'*Agrostidetum*

par le rôle destructeur de la molinie. L'*Agrostidetum* est en effet une association dont les constituants ne supportent pas la compétition sévère de cette Graminée.

Autour des étangs oligotrophes et surtout dystrophes, les Sphaignes peuvent s'établir comme dans les tourbières et créer une ébauche de tourbière à Sphaignes que nous étudierons plus loin.

CHAPITRE VI

LES LANDES ET LES TOURBIÈRES A SPHAIGNES

Nous groupons dans ce chapitre des associations qui se rapprochent par leur physionomie particulière due à la dominance d'une strate sous-arbustive à assimilation continue constituée presque exclusivement par des Ericacées et des *Ulex*, d'où le nom d'*Ericeto-Ulicion* que nous donnons à cet ensemble.

Ce groupe d'associations de landes comprend dans le Perche trois associations : le *Tetraliceto-Sphagnetum*, le *Tetraliceto-Ulicetum nani* et le *Calluneto-Ericetum cinereae*. Il forme le paysage le plus caractéristique du Domaine atlantique par suite de la localisation dans ce Domaine de la plupart des espèces dominantes et caractéristiques, qui sont, dans le Perche, *Polygala serpyllacea*, *Ulex europaeus*, *U. nanus*, *Genista anglica*, *G. pilosa*, *Sarothamnus scoparius*, *Galium hercynicum*, *Erica cinerea*, *E. tetralix*, *E. ciliaris*, *Narthecium ossifragum*, *Carex binervis*, *Campylopus brevipilus*.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. TETRALICETO-SPHAGNETUM

C'est l'association fondamentale de la tourbière à Sphaignes du Domaine atlantique, le « *hochmoor* » des phytogéographes allemands sous un aspect embryonné qui lui a valu le nom de « Bruyère à Sphaignes » ou « Bruyère tourbeuse » (1). ALLORGE l'a le premier

(1) ALLORGE dans le Vexin français et GAUME dans la Brenne ont décrit sous le nom d'*Ericetum tetralicis* ou Bruyère à Sphaignes s.l. le complexe constitué par le *Tetraliceto-Sphagnetum* ou Bruyère à Sphaignes s. str., les vasques à *Helodes* et les cuvettes à *Rhynchospora*.

décrite sur la limite orientale du Massif Armoricain en 1925 sous le nom de *Tetralicetum Sphagnosum*, dénomination que nous avons reprise en 1931 ; la terminaison « *osum* » pouvant laisser penser que ce groupement est une sous-association, nous l'avons changé en celui de *Tetraliceto-Sphagnetum*.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE. — Le *Tetraliceto-Sphagnetum* du Perche appartient à deux complexes :

1^o les tourbières de pente des sables du Perche où son extension est très variable ; absent de certaines tourbières (Longny) ou se réduisant à quelques bombements à leur périphérie (les Minières, ph. 1 pl. XXII et coupe 2, fig. 10), il peut en occuper presque toute la surface (la Trappe et surtout l'Hôme-Chamondot, ph. 1 pl. XX, 2 pl. XXI et coupes 4 et 5, fig. 10) ; il voisine avec les vasques à *Helodes*, les cuvettes à *Rhynchospora*, le *Juncetum silvatici* et le *Molinietum* acide étudiés plus haut ;

2^o la ceinture externe de végétation des étangs dystrophes où il peut atteindre dans le Perche une largeur de 5 à 6 m. (coupe 2, fig. 10) sans y former jamais de véritables tourbières d'étangs comme on l'observe ailleurs.

2. COMPOSITION FLORISTIQUE.

L'association se présente dans les tourbières avec la composition floristique donnée par le tableau 50 ; sur le pourtour des étangs percherons elle n'est représentée que par des formes fragmentaires, comme le montrent les deux relevés suivants :

1. Etang de Conturbie à Randonnai, sur 40 cm. de tourbe, très humide, 25 mq.

Caractéristiques : *Drosera rotundifolia* 2.2, *Aulacomnium palustre* 1.3, *Sphagnum acutifolium* 1.3. Caractéristiques de l'alliance : *Erica tetralix* 4.3, *Polygala serpyllacea* +. Compagnes : *Comarum palustre* 1.3, *Potentilla erecta* 1.1, *Carum verticillatum* +, *Hydrocotyle vulgaris* 1.2, *Menyanthes trifoliata* 1.2, *Wahlembergia hederacea* +, *Pedicularis palustris* +, *Scutellaria minor* +, *Lysimachia vulgaris* +, *Juncus silvaticus* 1.1, *Molinia caerulea* 2.2, *Betula pubescens* 1.2, *Acrocladium cuspidatum* +, *Drepanocladus revolvens* +, *Sphagnum Gravelii* +, *S. Cymbifolium* 4.4, *S. subsecundum* 1.3.

2. Etang du Cachot à Brezolettes, bombements légèrement au-dessus du niveau des eaux, 15 mq. :

Caractéristiques : *Drosera rotundifolia* 2.2, *Eriophorum angustifolium* 1.2, *Aulacomnium palustre* 1.3, *Sph. acutifolium* 3.4. Caractéristiques de l'alliance : *Erica tetralix* 4.3, *Caltha vulgaris* 1.3. Compagnes : *Potentilla erecta* +, *Hydrocotyle vulgaris* +, *Juncus silvaticus* 2.1, *Carex echinata* 1.2, *Molinia caerulea* 2.3, *Sph. cymbifolium* 3.4.

Le nombre élevé des caractéristiques de l'association est l'in-

dice d'une écologie sensiblement différente de celle des autres associations que nous avons situées dans le même groupe. Parmi ces nombreuses caractéristiques, les exclusives sont des Muscinées sphagnophiles (*Polytrichum strictum*, *Odontoschisma Sphagnii*, *Coleochila anomala*) et, hors du Perche, des Phanérogames (*Oxycoccus*, *Andromeda*). La plupart des autres caractéristiques se retrouvent dans les associations voisines de la tourbière à Sphaignes.

3. STRATIFICATION ET FACIES.

La stratification est particulièrement nette :

1° la *strate muscinale*, jouant le rôle essentiel dans l'écologie du groupement, est formée de bombements épais et souvent unispécifiques de Sphaignes, plus rarement d'*Aulacomnium* palustre, à l'intérieur desquels, au voisinage de la surface, prospère fréquemment un lacis d'Hépatiques sphagnophiles ;

2° la *strate herbacée inférieure* est constituée de petites espèces rosettées ou rampantes (*Drosera*, *Polygala*, *Anagallis*...) à la surface des Sphaignes ;

3° la *strate herbacée supérieure* et suffrutescente, très inégalement répartie, donne à l'association sa physionomie de lande ;

4° la *strate arbustive* ne comprend que quelques saules et bouleaux épars.

Selon les espèces dominantes à l'intérieur de chaque strate, on distingue des facies, les plus répandus étant dans la strate muscinale les facies à *Sphagnum cymbifolium*, *S. rubellum*, *S. acutifolium*, *Aulacomnium palustre*, et dans la strate supérieure les facies à *Molinia caerulea*, *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris*, qui correspondent à des conditions écologiques différentes.

4. SOUS-ASSOCIATIONS.

a) Nous avons élevé au rang de sous-association distincte les peuplements de *Narthecium ossifragum* avec strate muscinale à *Spha. papillosum* qui occupent les parties les plus humides et qu'ALLORGE en 1925 et nous-même en 1931 ne considérons que comme un facies. La quasi absence des Ericacées et la grande abondance du *Narthecium* qui masque les Sphaignes donnent à ce petit groupement une physionomie très particulière de prairie ; nous verrons que son écologie et son rôle dynamique en font également plus qu'un simple facies, une sous-association dont le tableau 51 donne trois relevés bien représentatifs.

b) Nous avons également distingué en 1931, dans le massif de Multonne, un facies d'assèchement à *Scirpus caespitosus* et *Sphagnum compactum*, qui est en réalité une association dont ces deux espèces, jointes à *Carex binervis* et *Juncus squarrosus*, sont d'excellentes caractéristiques. Nous n'avons pas observé cette association dans le Perche ; aussi est-ce à titre de caractéristiques locales que le junc et le carex ci-dessus figurent dans le tableau floristique du *Tetraliceto-Sphagnetum*.

TABLEAU 51. — *Tetraliceto-Sphagnetum Narthecietosum*.

1 : tourbière de Gannes à l'Hôme-Chamondot; 2 : tourbière de la Grande Trappe.

		1	2	3
Exposition :		SW	W	W
Pente :		5°	10°	5°
Surface en m² :		25	25	20
pH :		5,6	. .	3,9
CARACTÉRISTIQUES :				
H	<i>Narthecium ossifragum</i>	5 5	4 4	4 4
M	<i>Sphagnum papillosum</i>	3 2	3 3	3 3
CARACTÉRISTIQUES DE L'ASSOCIATION :				
M	<i>Sphagnum rubellum</i>	3 3	3 3	2 3
H	<i>Drosera rotundifolia</i>	. .	(+ .)	. .
Grh	<i>Eriophorum angustifolium</i>	. .	. .	+ .
CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :				
Nph	<i>Erica tetralix</i>	1 1	2 2	+ .
	<i>Calluna vulgaris</i>	+ .	. .	. .
H	<i>Polygala serpyllacea</i>	. .	(+ .)	. .
COMPAGNES :				
H	<i>Potentilla erecta</i>	+ .	+ .	. .
	<i>Carex echinata</i>	1 2	. .	1 2
	<i>Molinia caerulea</i>	+ .	2 2	1 1
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	+ .	. .	1 1
H	<i>Lotus uliginosus</i>	. .	. .	+ .
	<i>Carum verticillatum</i>	. .	. .	1 1
	<i>Scabiosa Succisa</i>	. .	. .	(+ .)
	<i>Scorzonera humilis</i>	. .	(+ .)	. .

5. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

C'est dans cette association que l'élément circumboréal est le plus richement représenté : celle-ci se présente comme une association relictuelle d'une période subboréale, fortement modifiée par la transgression de l'élément atlantique. Le *Tetraliceto-Sphagnetum* du Perche renferme en effet 11 Phanérogames atlantiques, soit 29%, parmi lesquelles *Erica tetralix* et *Narthecium* sont particulièrement abondantes. Il est répandu dans les tourbières acides de tout le secteur armorico-aquitain, où il s'enrichit de quelques caractéristiques atlantiques et circumboréales absentes du Perche, *Sphagnum Pilayei* et *S. molle* pour les premières, *S. fuscum*, *Andromeda polifolia* et *Oxycoccus palustris* pour les secondes. Dans le Secteur boréo-atlantique, l'association est remplacée par des groupements de caractère moins occidental et plus boréal, formant la transition vers les vastes tourbières à Sphaignes du Domaine circumboréal.

2. TETRALICETO-ULICETUM NANI

Le *Tetraliceto-Ulicetum nani*, association des landes sur tourbière morte ou sur sol minéral, a été analysé dans le Vexin français par ALLORGE sous le nom de « lande à *Ulex nanus* et *Calluna vulgaris* ». Elle a été étudiée plus synthétiquement depuis par le même auteur et par R. GAUME sous le nom de « lande à Ajoncs » ou de « lande à *Ulex nanus* », groupement collectif comprenant en outre notre *Ericetum cinereae* sur sols arides.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Le *Tetraliceto-Ulicetum nani* s'observe dans deux types de stations différentes : 1° une variété sur substratum tourbeux dans les parties asséchées des tourbières acides, voisinant avec le *Sphagnetum* et le *Molinietum* ; 2° une variété sur sol minéral, résultat de déboisements anciens dans les forêts du plateau d'argile à silex, voisinant avec les associations silvatiques et le *Molinietum* acide. Dans notre tableau 52, les relevés 1 à 3 appartiennent à la variété tourbeuse, les relevés 4 à 8 à la variété silvatique.

2. COMPOSITION FLORISTIQUE.

Lié topographiquement au *Molinietum*, l'*Ulicetum nani* présente avec lui toutes les transitions floristiques, avec une abondance plus ou moins grande de *Molinia*, mais sous sa forme typique il

TABLEAU 52. — *Tetraliceto-Ulicetum nani*.

1 : Tourbière de Culoiseau à Moutiers-au-Perche ; 2, 5, 6, 7 : la Grande Trappe ;
Basse-Normandie ; 3 : Romagny près Mortain (Manche) ; 4 : Hesloup (Orne),
la Jouxtière.

Env. de Paris : 8 : forêt de Rambouillet.

		1	2	3	4	5	6	7	8
		—	—	—	—	—	—	—	—
	Exposition :	plat	W	W	plat	plat	plat	plat	plat
	Pente :	—	10°	10°	—	—	—	—	—
	Surface en m ² :	200	150	150	100	100	100	100	200
	Substratum géologique :	t	t	t	t	M	M	M	
	CARACTÉRISTIQUES :								
Nph	<i>Genista anglica</i>	3 2	..	+	2 2	..	..	1 2	1 2
	<i>Ulex nanus</i>	+	1 2	..	+	..	..	..	..
H	<i>Lobelia urens</i>	..	..	+	1 1	..	..	..	+
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE:								
Nph	<i>Erica tetralix</i>	2 3	3 3	4 3	4 3	4 3	2 2	2 2	2 3
	<i>Calluna vulgaris</i>	..	2 3	1 3	+	1 2	2 3	3 3	4 3
H	<i>Polygala serpyllacea</i>	..	+	..	..	..	+	+	+
Nph	<i>Ulex europaeus</i>	+	..	3 2	..	..	..	..	+
	<i>Erica ciliaris</i>	..	..	1 3	1 3	..	..	..	..
H	<i>Danthonia decumbens</i>	..	..	2 1	1 2	..	..	..	..
M	<i>Stereodon cupressiforme ericetorum</i>	..	1 2	3 2	..	..	..	..	..
L	<i>Cladonia impexa</i>	+	..	+	..	..	..	..	..
Nph	<i>Salix repens</i>	..	..	..	+	..	..	..	..
H	<i>Nardus stricta</i>	..	..	+	..	..	..	..	..
M	<i>Campylopus brevipilus</i>	..	..	+	..	..	+	..	..
	COMPAGNES PRINCIPALES :								
H	<i>Molinia caerulea</i>	4 3	3 2	3 3	4 3	1 1	2 2	1 2	3 3
	<i>Potentilla erecta</i>	2 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	+	1 1
	<i>Luzula multiflora congesta</i>	1 1	..	..	+	+	+	+	..
Grh	<i>Pteridium aquilinum</i>	..	..	1 1	+	1 1	1 2	1 1	..
H	<i>Agrostis alba</i>	..	..	..	+	1 2	1 2	+	..
Nph	<i>Sarothamnus scoparius</i>	..	..	..	..	1 2	+	+	..
H	<i>Agrostis canina</i>	..	..	+	1 2	+	..	..	..
Grh	<i>Juncus silvaticus</i>	3 3	1 1	..	1 2	..	..	..	..
M	<i>Scleropodium purum</i>	1 3	+	..	2 2	..	..	..	..
	<i>Sphagnum cymbifolium</i>	2 3	1 2	..	1 2	..	..	..	..
P	<i>Rhamnus Frangula</i>	..	..	..	..	+	..	1 1	..
	<i>Betula pubescens</i>	..	..	..	..	+	+	..	..
H	<i>Carum verticillatum</i>	1 1	..	..	1 1	..	..	..	..
	<i>Cirsium anglicum</i>	2 2	..	..	1 1	..	..	..	..
	<i>Scorzonera humilis</i>	..	..	..	1 1	..	..	..	+
	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1 1	..	..	+	..	..	..	..
Gt	<i>Orchis maculata</i>	+	..	..	1 1	..	..	..	..
M	<i>Dicranum scoparium</i>	1 2	..	1 1	..	..	..	..	..
	<i>Polytrichum juniperinum</i>	..	..	..	..	..	+	1 2	..
	<i>Cephalozia bicuspidata</i>	+	1 2	..	..	..	..	..	..

Observés une fois : H *Orobis tuberosus* (4), *Lotus uliginosus* (1), *Scabiosa Succisa* (4), *Serratula tinctoria* (4), *Melampyrum pratense* (4), *Juncus effusus* (6), *Teucrium Scorodonia* (8), *Carex pallescens* (8), *C. echinata* (1) ; Grh *C. panicea* (4) ; M *Anacamniun palustre* (2), *Hyloc. splendens* (3), *Leucobryum glaucum* (3).

TABLEAU 53. — *Calluneto-Ericetum cinerea*.

1, 2 : Longny ; 3. forêt du Perche, à Tourouvre ; 4 : les Coudrais, à Tourouvre ; 5 : la Grande-Trappe ; 6 : butte de Chartrage, à Mortagne ; 7 : Fréigny.
Basse-Normandie : 8 : Domfront ; 9 : la Lande-de-Goul, près de la chapelle.
Env. de Paris : 10 : forêt de Rambouillet, à Poigny.

	CARACTÉRISTIQUES										PRÉSENCE
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Exposition :	W	W	plat	plat	plat	N	S	plat	plat	plat	
Pente :	20°	10°	—	—	—	20°	20°	—	—	—	
Surface (en m²) :	100	100	50	200	100	70	100	100	150	200	
Substr. géologique :	C ⁵	C ⁵	M	M	C ⁵	C ⁵ /M	C ⁵ /M	S ¹	S ¹	..	
Couverture str. musci- nale (en 1/10) :	3	4	6	9	9	9	+	+	+	3	
CARACTÉRISTIQUES :											
Nph	Erica cinerea.....	3 3	3 3	3 3	1 3	+	2 2	3 3	3 2	4 3	5
M	Sarothamnus scoparius.....	.	.	1 2	1 2	.	1 3	+	+	.	3
H	Hyppium Schreberi.....	.	.	3 2	3 3	4 3	.	.	.	.	2
Nph	Galium hercynicum.....	.	.	.	(+ .)	.	.	1 1	.	.	1
Ch	Genista pilosa.....	.	.	.	1 3	.	.	.	.	.	1
	Lycopodium clavatum.....	.	.	.	+	.	.	.	.	.	1
CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :											
Nph	Calluna vulgaris.....	1 3	1 2	2 4	3 3	4 4	3 3	4 3	2 2	4 3	5
H	Ulex europaeus.....	1 3	2 2	1 2	1 2	.	1 1	1 2	2 2	.	4
M	Danthonia decumbens.....	.	2 1	2 2	+	1 2	.	1 2	1 1	.	3
	Stereodon cupressiforme eri- cetorum.....	.	.	.	.	1 2	+	+	+	1 2	3
L	Cladonia impeza.....	1 2	.	+	.	1 2	.	.	.	1 2	2
Nph	Erica tetralix.....	.	.	.	1 2	.	.	+	+	.	2
H	Viola canina.....	1 2	+	.	.	.	.	.	+	.	2

[illegible]

Observés une fois : *H. Hypericum perforatum* (1), *H. pulchrum* (9), *Fragaria vesca* (1), *Rumex acetosella* (1), *Epilobium spicatum* (7), *Digitalis purpurea* (7), *Scabiosa Succisa* (3), *Holcus lanatus* (7), *Festuca capillata* (3) ; *P. Pinus maritima* (7) ; *Ch. Hieracium Pilosella* (1) ; *M. Ceratodon purpureus* (7), *Hylocomium triquetrum* (6) ; *L. Cladonia pyxidata* (5), *C. tenuis* (3).

présente l'aspect et la végétation caractéristiques du groupe d'associations des landes, avec quelques caractéristiques propres, électorives (*Ulex nanus*, *Genista anglica*) ou préférantes (*Lobelia urens*), auxquelles s'ajoutent près des limites du Perche *Erica scoparia* et *Simoethis bicolor*. Parmi les accessoires, les espèces survivantes d'associations antérieures sont nombreuses, espèces hygrophiles dans l'*Ulicetum* de tourbière (*Sphagnum*, *Carum*, *Juncus silvaticus*, etc.), espèces silvatiques dans l'*Ulicetum* des plateaux déboisés (*Teucrium Scorodonia*, *Orobis tuberosus*, etc.).

3. STRATIFICATION ET FACIES.

La strate muscinale est à peine représentée dans l'*Ulicetum* d'origine silvatique, et ne joue plus qu'un rôle subordonné dans l'*Ulicetum* de tourbière. La strate herbacée inférieure est toujours très disséminée. La strate supérieure herbacée et suffrutescente domine localement sous l'aspect herbacé avec la Molinie, mais c'est l'aspect suffrutescent qui joue le rôle physionomique principal sous ses facies à *Erica tetralix*, à *Calluna* et à *Ulex*, ce dernier manquant à la variété silvatique.

4. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

L'élément circumboréal est ici très pauvrement représenté, par *Nardus stricta* et *Antennaria dioica*; par contre c'est l'association la plus riche du Perche en stirpes atlantiques : 12 espèces, soit 33,3%. Très répandue dans le Massif Armoricaïn et le Sud-Ouest de l'Angleterre et de l'Irlande où elle s'enrichit d'autres espèces atlantiques (*Ulex Gallii*, *Erica vagans*, *Erythraea portensis*, etc.), elle s'appauvrit progressivement à travers le Bassin de Paris et disparaît au delà du Bray, de la Brie française et de la Puisaye.

3. CALLUNETO-ERICETUM CINEREA

La lande sèche à *Calluna* et *Erica cinerea* constitue une association bien individualisée dans le groupe de l'*Ericeto-Ulicion*, bien qu'ALLORGE et GAUME (1931) n'y voient qu'une « variante psammophile » de la lande à *Ulex nanus*. Le premier l'avait cependant distinguée dans le Vexin sous le nom de « Bruyère sèche à *Erica cinerea* ».

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Localisée surtout sur les sables du Perche des pentes des plateaux où elle est fréquente à l'exclusion de l'*Ulicetum nani*, elle y

voisine avec les pelouses xérophiles siliceuses, la chênaie de chêne sessile et les plantations de pins (phot. 1 pl. XXI et 2 pl. XXIV) ; on l'observe aussi sur les plateaux d'argile à silex, aux endroits les plus sableux et les mieux drainés.

2. COMPOSITION FLORISTIQUE.

Comme le montre le tableau 53, l'association se distingue de la précédente :

1^o par la présence de caractéristiques xérophiles propres, parmi lesquelles *Erica cinerea* se montre nettement élective ; *Lycopodium clavatum*, *Antennaria dioica* et *Galium saxatile*, qui ont été signalés

TABLEAU 54. — *CALLUNETO-ERICETUM CINEREA*
facies à *Calluna* et *Hypnacees*.

1 : Forêt de Bellême, à la Herse ; 2 : Longny, à la Barbinière.

		1	2
	Exposition :	W	plat
	Pente :	10°	—
	Surface (en m ²) :	200	200
	Substr. géologique :	C ₅	C ₅
	Couv. str. muscinale (en 1.10) :	9	10
	CARACTÉRISTIQUES :		
M	<i>Hypnum Schreberi</i>	4 4	. .
	CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :		
Nph	<i>Calluna vulgaris</i>	5 5	5 5
M	<i>Stereodon cupressiforme ericetorum</i>	. .	+
L	<i>Cladonia impepa</i>	. .	+ .
	COMPAGNES :		
P	<i>Rhamnus Frangula</i>	+	. .
	<i>Sorbus aucuparia</i>	+	. .
	<i>Quercus pedunculata</i>	. .	1 1
	<i>Betula verrucosa</i>	. .	+
	<i>Pinus silbestris</i>	1 2	. .
Grh	<i>Pteridium aquilinum</i>	2 2	. .
H	<i>Molinia caerulea</i>	+	1 2
M	<i>Dicranum scoparium</i>	1 3	1 2
	<i>Scleropodium purum</i>	. .	3 3
	<i>Hylocomium splendens</i>	. .	3 3

hors du Perche dans la lande à *Ulex nanus*, ne sont peut-être que des caractéristiques d'alliance; *Galium saxatile* se voit en outre dans les chênaies et a même été observé sur les bombements de Sphaignes (ALLORGE, 1927).

2° par la présence d'espèces compagnes xérophiles qui manquent ou sont très rares dans la lande humide : *Deschampsia flexuosa*, *Hieracium Pilosella*, *Polytrichum piliferum*, etc.

3° par la rareté d'accessoirs hygrophiles abondantes dans l'*Ulicetum nani* : *Carum verticillatum*, *Cirsium anglicum*, *Carex* div. sp., etc.; *Potentilla erecta* et *Molinia* sont en outre moins fréquentes.

3. STRATIFICATION ET FACIES.

La stratification est très comparable à celle de l'association précédente, avec une strate muscinale généralement plus dense et une strate sous-arbustive à facies divers. Le facies typique est celui à *Erica cinerea* et Hypnacées (*H. purum* ou *Schreberi*), qui est celui du tableau 53. Mais on observe dans certaines conditions écologiques un facies appauvri à *Calluna* en peuplements presque purs doublés d'une strate continue et épaisse d'Hypnacées, dont les deux relevés du tableau 54 donnent des exemples, et illustré par la photographie 2 planche XXIV.

4. ASSOCIATION SUBORDONNÉE.

Nous donnons le nom de *Cladonietum ericetorum* à un petit groupement lichénique subordonné au facies à *Calluna* en voie de reconstitution après incendie; il couvre la surface de l'humus brut dénudé dans les vides laissés par la callune avant que les grandes Hypnacées ne les aient envahis.

Ce groupement unistrate est caractérisé par les *Cladonia*, qui forment presque toute sa végétation; les plus caractéristiques recueillies par nous dans le Perche sont *Cladonia crispata* Flot., *Cl. gracilis* Willd. et *ja. chordalis* Schaer., *Cl. fimbriata* Fr., *Cl. pithyrea* Fr., *Cl. Floerkeana* Smfld., *Cetraria aculeata* Fr. D'autres espèces n'ont qu'une valeur d'accessoirs : *Cl. squamosa* Hoffm., *Cl. flabelliformis* Wain., *Cl. pyxidata* Fr. et var. *chlorophaea* Flk., *Cl. impexa* et *Cl. tenuis*, ces deux derniers étant des caractéristiques de l'alliance de l'*Ericeto-Ulicion*.

Ce groupement a été décrit dans des stations identiques du Massif Armoricaïn par H. des ABBAYES (1934). Dans les tourbières des

Monts-Dore en voie d'assèchement, le même auteur (1935) a observé sur la tourbe nue deux groupements, l'un héliophile et l'autre sciophile, le premier correspondant à notre *Cladonietum ericetorum*.

6. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

Comme l'association précédente, celle-ci ne renferme que de rares espèces d'origine boréo-montagnarde, mais elle groupe 10 espèces atlantiques, soit 29,4%. Le centre de son aire est le Massif Armoricain et le Sud-Ouest des Îles Britanniques ; sa limite orientale est celle du Secteur armorico-aquitain, à l'Est duquel elle est remplacée par un *Calluneto-Genistetum* ne renfermant plus qu'une subatlantique, *Sarothamnus scoparius*. Vers le Sud, à partir de la Sologne et du Sud du Maine, d'autres espèces atlantiques (*Helianthemum alyssoides*, *Arenaria montana*, *Quercus Tozza*) et des subméditerranéennes (*Helianthemum umbellatum*, *Plantago carinata*, *Gladiolus illyricus*, etc.) acheminent l'association vers un groupement d'affinités plus méridionales du Sous-secteur aquitain.

B. SYNÉCOLOGIE DES ASSOCIATIONS DES LANDES

1. CARACTÈRES MICROCLIMATIQUES

1. LUMINOSITÉ.

La végétation des landes, largement exposée à la lumière, est essentiellement héliophile ; leur envahissement par une végétation arbustive élimine plus ou moins rapidement leurs espèces sociales, à l'exception de la molinie, très tolérante vis-à-vis du facteur de luminosité.

La strate sous-arbustive ne cause que peu d'ombre aux strates sous-jacentes : une série de mesures prises le 27-VII-36 entre 12 h.45 et 14 h. par ciel pur ont montré une luminosité réduite à 54-58% sous la callune. Elle peut cependant modifier légèrement la végétation : ainsi les *Drosera* ne fleurissent que sur les bombements de Sphaignes peu embruyérés ; les Lichens du *Cladonietum ericetorum* sont des héliophiles qui fuient l'ombre de la callune, comme l'a déjà remarqué H. des ABAYES (1935), alors que les Hypnacées se développent à partir de la base de cette bruyère.

2. TEMPÉRATURE DU SUBSTRATUM ET DE L'AIR.

Le régime thermique étant très différent d'une association à l'autre, nous les étudierons successivement.

a) *Tetraliceto-Sphagnetum* :

1° *Température du sol.* — Les Sphaignes et la tourbe imprégnées d'eau s'échauffent très lentement. Le plus grand excédent de température que nous avons observé de la surface des Sphaignes, à 2 cm.,

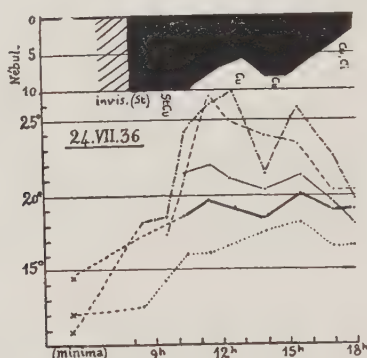


Fig. 12. — Variations de la température de l'air à 1 m. 50 (—), 5 cm. (—) et 1 cm. (— — — —), et des Sphaignes à 2 cm. (----) et 10 cm. (.....) de profondeur par une journée de traîne orageuse.

sur l'air libre à 1 m. est de 8°,4 par temps ensoleillé (1); lorsque la strate herbacée-suffrutescente devient dense (mesures 1 à 3 du tableau 55) et par temps couvert, la température à la surface des Sphaignes reste inférieure à celle de l'air.

Le graphique fig. 12 montre bien l'influence des radiations solaires, et par conséquent de la nébulosité (indiquée en 1/10 de ciel couvert à la partie supérieure du graphique), sur les variations thermiques des Sphaignes au voisinage de leur surface.

(1) En Europe centrale, FIRBAS (1931) a observé dans des groupements de tourbière à Sphaignes (*Sph. Russowii*, *Sph. juncum*, *Eriophorum-Sph. rubellum*) des excédents de température de 8°,1 à 27°,6 dans les Sphaignes à 1 cm. sur l'air libre à 1 m.; ces excédents sont très supérieurs à ceux que nous avons observés, mais outre les différences de climat, l'échauffement est notablement plus marqué à 1 cm. qu'à 2 cm. de profondeur.

TABLEAU 55. — *Variations verticales de la température.*

- 1 : L'Hôme-Chamondot : *Sph. cymbifolium* + *E. tetralix* dense ; 13-VII-35, 12.30 ; nébul. 1/10.
 2 : *Idem* : 12.45 ; nébul. 1/10.
 3 : *Idem* : 14.30 ; nébul. 2/10.
 4 : La Trappe : *Sph. rubellum* + *E. tetralix* épars ; 12-IX-35, 16.25 ; nébul. 8/10.
 5 : Les Minières : *Sph. cymbifolium* nu ; 14-IX-35, 15.40 ; nébul. 4/10.

HAUTEUR	1	2	3	4	5
150 cm.	29°5	30°0	29°5	15°9	22°3
1 cm.	28°2	28°3	29°0	16°5	22°6
— 2 cm.	27°2	27°5	28°2	17°0	19°7
— 10 cm.	. .	. .	21°0	14°4	. .
— 15 cm.	. .	. .	19°1	13°2	. .
— 20 cm.	. .	. .	17°1	. .	. .
— 25 cm.	. .	. .	. .	11°0	14°5

Le même graphique ainsi que le tableau 55 montrent l'abaissement diurne de la température de la surface vers la profondeur pendant les périodes chaudes. Le phénomène inverse se produit la nuit : nous avons noté le 12-IX-35 des minima de 4°,3 dans l'air à 2 cm., 5°,8 dans *Sph. cymbifolium* à 2 cm. et 9°,3 à 15 cm. ; le 24-VII-36, 10°,9 dans l'air à 1 cm. et 12°,2 dans *Sph. rubellum* à 10 cm. La température diurne peut elle-même s'élever avec la profondeur pendant les périodes froides, comme nous l'avons montré dans un travail antérieur (1931). En résumé, l'amplitude thermique décroît avec la profondeur et les variations subissent un retard dans le même sens comme le montre le graphique fig. 12.

Des mesures prises par DACHNOWSKI (1911) pendant une année entière entre 12 et 14 heures dans un peuplement de Sphaignes de l'Ohio montrent une élévation régulière de la température avec la profondeur, d'octobre à février, et un abaissement le reste de l'année ; l'observation des températures extrêmes fait ressortir la diminution de l'amplitude thermique avec la profondeur. Nos résultats s'ajustent bien également avec les nombreuses mesures prises par FIRBAS (1931) dans les tourbières d'Europe centrale.

La comparaison du régime thermique du substratum sphaigneux avec celui des sols de pelouses xérophiles nous montre l'amplitude plus faible et la moyenne plus basse du premier. H.J. Cox (in RIGG, 1916) a obtenu aux Etats-Unis des résultats identiques.

2° *Température de l'air*. — La température de l'air au voisinage des Sphaignes varie parallèlement à celle des Sphaignes. Le tableau 55 et le graphique fig. 12 montrent une élévation diurne de la température plus grande au voisinage des Sphaignes, sauf par temps couvert ou lorsque la strate herbacée-suffrutescente devient dense, où l'inverse se produit. Des mesures suivies faites par DACHNOWSKI (1911) dans l'Ohio, entre 12 et 14 heures sur des Sphaignes, montrent une légère élévation de la température au voisinage du sol (jusqu'à 3° en juin de 150 cm. à 7 cm., 5) pendant les sept mois les plus chauds, alors que la température demeure égale ou est inférieure pendant les cinq autres mois.

La température de l'air dans le *Sphagnetum* est plus constante et plus basse que dans les autres associations à végétation phanérogame discontinue, en particulier les pelouses xérophiles où, comme nous l'avons vu, l'échauffement de l'air au voisinage du sol peut être considérable.

La végétation du *Tetraliceto-Sphagnetum* est soumise, surtout dans ses parties souterraines, à des conditions sténothermes et froides, ces conditions étant maximum pour les Sphaignes et leur population d'Hépatiques, d'Algues et de Rhizopodes. C'est là un facteur inhibitif pour les espèces thermophiles; aussi l'élément subméditerranéen manque-t-il aux tourbières. Au contraire il favorise la végétation originaire de régions plus froides, bien que DACHNOWSKI pense que la persistance dans la tourbière à Sphaignes de nombreuses formes nordiques soit due à d'autres causes. En réalité elle est due à l'ensemble des conditions écologiques réalisées par les Sphaignes qui constituent un milieu homogène d'un climat à l'autre, permettant aux espèces qui leur sont associées de survivre partout où les Sphaignes peuvent maintenir ce milieu; mais il est difficile d'établir quel facteur a le rôle prépondérant dans cette persistance.

b) *Tetraliceto-Ulicetum nani* et *Calluneto-Ericetum cinereae* : le microclimat thermique de ces deux associations est très voisin alors qu'il diffère nettement de celui de la précédente.

1° *Température du sol*. — L'échauffement diurne du sol est très inégal selon le degré de recouvrement de celui-ci. Les vides de la lande s'échauffent rapidement et fortement au soleil, comme le montrent les graphiques fig. 13, établis cependant par des journées

nuageuses; les variations de température suivent remarquablement celles de la nébulosité. Le 6-VIII-35 à 14 h. 30, nous avons noté un excédent de température de 27° du sol sableux nu d'une callunaie à 1 cm. de profondeur (53°) sur l'air surplombant à 150 cm. Cette grande différence avec le *Sphagnetum* est due surtout à la sécheresse du substratum. Lorsque la végétation couvre le sol l'échauffement de celui-ci est beaucoup moins rapide : le même 6-VIII-35, alors que le sable découvert d'une callunaie était à

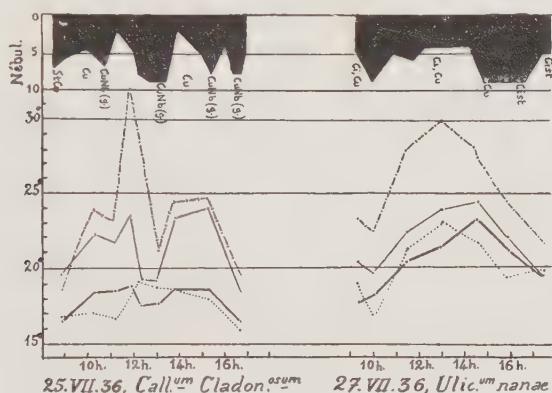


Fig. 13. — Marche diurne de la température de l'air à 1 m. 50 (—), à 5 cm. dans la Calluna (....) et sur le sol nu (—), et à 1 cm. dans le sol d'humus nu (— - - -), dans des associations de lande non tourbeuse. [g. = gouttes]

53° , il n'était qu'à $29^{\circ}5$ sous une touffe de *Calluna* et à $26^{\circ}4$ sous un tapis de *Scleropodium purum*.

2° *Température de l'air.* — Celle-ci subit en jour au voisinage du sol découvert un échauffement parallèle à celui du sol même qui le provoque, comme le montrent les graphiques fig. 13; cet échauffement est moindre que celui de la surface du sol, mais peut cependant atteindre une dizaine de degrés de plus que celui de l'air libre sus-jacent. Il est facilité par la protection que les bruyères voisines créent contre le vent.

Au sein de la végétation, la température s'élève beaucoup moins et reste inférieure souvent à celle de l'air libre, avec des variations moins accentuées, comme le montre la fig. 13 et le tableau suivant donnant des mesures prises dans le facies à *Calluna* de l'*Ericetum cinereae*:

TABLEAU 56. — Variations verticales de température dans la Callunaie.

HAUTEUR	LA TRAPPE	FORÊT DE BELLÈME				CHARTRAGE
	8.II.35 9 h. 30	13.IV.35 8.00	10.IV.35 8.10	31.VII.35 10.00	6.VIII.35 14.30	
150 cm.	— 4°1	7°2	8°4	18°1	27°9	
5 cm.	— 2°3	6°7	7°8	14°0	25°9	

De nuit, et même de jour en période froide, l'inverse se produit : la température au sein de la végétation reste supérieure à celle de l'air surplombant et des vides de la lande (voir mesure 1 tableau 56).

Les mesures prises par QUANTIN (1935) dans le *Genisteto-Callunetum*, homologue médio-européen de notre *Calluneto-Ericetum*, ne peuvent être comparées aux nôtres par suite du manque d'indications concernant la hauteur des mesures et l'état de la couverture végétale, facteurs modifiant fortement la marche de la température comme nous venons de le voir.

L'*Ulicetum nani* et l'*Ericetum cinereae*, dans leurs parties couvertes de végétation, créent à l'abri de la strate supérieure un microclimat thermique relativement uniforme et plus chaud que celui de la Bruyère à Sphaignes : les espèces boréo-montagnardes y sont beaucoup plus rares. Les vides de ces associations, occupés par le *Cladonietum*, subissent de fortes variations de température et les Lichens de cette association doivent pouvoir supporter de grands écarts thermiques.

3. HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE ET ÉVAPORATION.

a) *Tetraliceto-Sphagnetum* : le déficit de saturation est diminué par l'évaporation intense de l'eau à la surface des Sphaignes et la température relativement basse de l'air ; lorsque celles-ci ne sont couvertes que d'une végétation éparse, le renouvellement de l'air par brassage diminue cependant l'état hygrométrique des couches basses ; ainsi le graphique fig. 11 montre un déficit de saturation sensiblement plus grand à 5 cm. au-dessus des Sphaignes que dans le *Molinietum* à la même hauteur, bien que ce dernier soit plus sec, parce que la densité de sa végétation herbacée maintient la stagnation de l'air. Mais sur le sable nu, exposé aux mêmes conditions d'aération que la surface des Sphaignes, le déficit de saturation s'élève

beaucoup plus, par suite de la sécheresse et de l'échauffement de ce substratum.

L'évaporation suit une marche semblable ; plus élevée dans le *Sphagnetum* que dans le *Schaenetum*, elle est sensiblement moindre que sur le sable nu d'une pelouse xérophile discontinue, comme le montrent les rapports suivants, résultats d'une journée d'observations (24-VII-36, voir graphique fig. 11) :

sable nu gris clair.....	100
<i>Molinietum</i>	24
<i>Tetraliceto-Sphagnetum</i>	19,5
<i>Schaenetum</i>	6,5

H. WALTER a noté aux environs de Lunz (1928), entre une pelouse xérophile calcaire et une tourbière à Sphaignes, une évaporation dans la proportion de 100 à 39. Ces résultats convergent pour faire ressortir la diminution de l'évaporation au-dessus d'un substratum sphagneux.

Le déficit de saturation augmente avec la hauteur au-dessus des Sphaignes, ce dont le tableau suivant donne des exemples :

TABLEAU 57. — Variations verticales du déficit de saturation.

HAUTEUR	Gannes, 13-VII-35			La Trappe, 24-VII-36				
	12.30	12.45	14.30	10.45	11.40	12.40	15.45	17.10
150 cm.....	14,9	15,6	15,3	4,5	5,9	5,9	7,4	5,9
1 cm.....	3,2	4,1	5,3	2,2	2,0	1,7	2,2	2,2

DACHNOWSKI dans l'Ohio (1911), WALTER (1928) et FIRBAS (1931) dans l'Europe centrale donnent des mesures se rapportant aux variations verticales de l'évaporation ; toutes montrent une diminution notable de celle-ci au voisinage des Sphaignes.

La végétation de la Bruyère à Sphaignes est soumise à des conditions d'humidité très différentes selon les strates. Les espèces endosphagnophiles, vivant dans un air confiné constamment saturé, sont pour la plupart des hygrophiles obligatoires. Par contre, les espèces des strates supra-muscinales subissent, surtout par les journées venteuses, un déficit de saturation notable et doivent être tolérantes vis-à-vis du pouvoir évaporant de l'air. Beaucoup d'entre

elles ont une structure xéromorphique, en particulier les Ericacées, les *Ulex*, *Genista anglica*, *Salix repens*, certaines Cypéracées. Montfort, Stocker et d'autres écologistes ont montré qu'elles se comportent en réalité comme de véritables hygrophytes

b) *Tetraliceto-Ulicetum nani* et *Calluneto-Ericetum cinereae* :

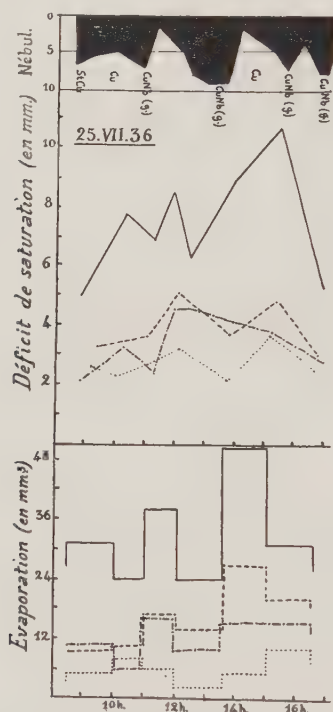


Fig. 14. — Variations diurnes du déficit de saturation et de l'évaporation à 5 cm. dans la lande à *Calluna* sur humus nu (—) et dans une touffe de callune (— · — · —), dans le taillis de chêne sessile [*Quercetum occidentale*] (.....) et dans la futaie de chênes et hêtres [*Quercetum Ilicetosum*] (- - - -).

les landes non tourbeuses sont soumises à un régime hygrométrique plus sec et plus varié. Alors que les parties couvertes de végétation sont relativement abritées, les vides sont soumis à des variations brusques et à un déficit de saturation plus grand par suite de la température plus élevée, comme le montrent les graphiques fig. 14 et 15. Il en est de même de l'évaporation ; pour les deux journées intéressées par les graphiques, les pourcentages sont les suivants :

	25-VII-36	27-VII-36
humus brut, dénudé, 5 cm.....	100	100
touffe de <i>Calluna</i> , 5 cm.....	36	.
id. 30 cm.....	.	68

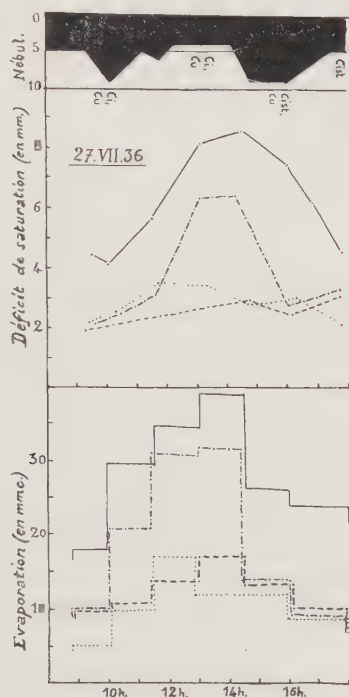


Fig. 15. — Variations diurnes du déficit de saturation et de l'évaporation dans la lande à *Calluna* à 2 cm. sur humus nu (—) et à 30 cm. dans la callune (— — —), à 30 cm. dans la pineraie (- - - -) et à 30 cm. dans la chênaie de chêne sessile (. . . .).

Le tableau 58, donnant quelques mesures de déficit de saturation à différentes hauteurs, montre que l'air à l'abri de la strate sous-arbustive est plus près de la saturation que l'air libre sus-jacent, tandis que l'air au voisinage du sol découvert présente par son échauffement un déficit supérieur à celui de l'air libre.

TABLEAU 58. — Variations verticales du déficit de saturation.

	Forêt de Bellême			Forêt de la Trappe					
	13-IV-35	18-VI-35	1-VII-35	25-VII-36					
	9.30	8.10	10.00	10.15	11.15	12.15	13.45	15.15	16.45
150 cm :	1,6	1,4	6,6	5,6	5,2	5,7	6,2	6,6	4,2
5 cm., sol nu :	. .	. .	. .	7,6	6,9	6,3	8,9	10,7	5,4
5 cm., <i>Calluna</i> :	0,2	0,2	0,8	3,3	2,4	4,6	4,1	3,8	2,8

L'évaporation présente des variations parallèles ; ainsi, les 5-6-VIII-35, dans le relevé 6 du tableau 53, nous avons noté une évaporation de 31 mmc. à 80 cm. dans l'air libre et de 18 mmc., soit 58%, dans une touffe de *Calluna* à 5 cm. du sol.

Les résultats de SZAFFER (1923) dans les monts Tatra et de FIRBAS (1931) en Europe centrale sont tout à fait comparables aux nôtres.

Nos mesures montrent que la strate supérieure d'Ericacées et d'ajoncs ainsi que le *Cladonietum* des vides de la lande sont soumis à un déficit de saturation plus important que les Muscinées qui prospèrent à l'abri de la callune ; celles-ci ont précisément leur développement optimum en atmosphère très humide, comme l'a montré expérimentalement DAVY DE VIRVILLE (1927).

2. CARACTÈRES ÉDAPHIQUES

1. TETRALICETO-SPHAGNETUM.

a) *Nature physique du substratum* : le substratum de cette association est exclusivement phytogène ; il est constitué par la tourbe provenant en presque totalité de la décomposition des Sphaignes en profondeur. Son accumulation est plus rapide que celle de la tourbe à Hypnacées et à Cypéracées ; elle atteint deux mètres environ à la Trappe.

b) *Composition et acidité de la tourbe et de l'eau de tourbière à Sphaignes* : les tourbes à Sphaignes que nous avons observées ne renferment pas, comme certaines tourbes à Hypnacées, de maté-

riaux minéraux allochtones ; le résidu par combustion n'est que de 1,8 à 4,4 % du poids sec (à 100°) alors qu'il s'élève à 14-19 % pour la tourbe du *Schaenetum*. Ces observations sont concordantes avec celles de WAKSMAN et STEVENS (1928) pour des tourbes de « low-moor » et de « high-moor ». Des différences dans la constitution chimique ont été également signalées, en particulier une teneur beaucoup plus faible en protéines dans la tourbe à Sphaignes que dans les tourbes de basse tourbière (par ex. KIVINEN 1925).

L'eau d'imprégnation de la tourbe et des Sphaignes a des propriétés particulières depuis longtemps reconnues : pauvreté en

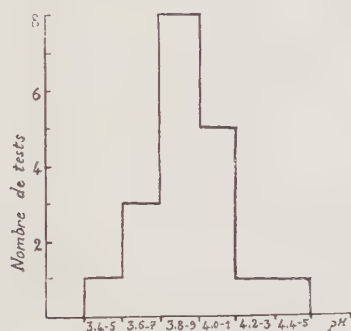


Fig. 16. — Courbe de fréquence du pH du stade optimum de la Bruyère à Sphaignes.

oxygène et richesse en CO_2 , présence de H_2S , coloration brune due à des acides humiques. Elle partage ces propriétés avec l'eau de la tourbière alcaline. Mais elle aurait en propre des substances toxiques colloïdales secrétées par les Sphaignes vivantes (LIVINGSTON, 1905 ; DACHNOWSKI, 1908 ; RIGG and THOMPSON, 1911) ; de plus, son acidité est supérieure à celle de l'eau de toutes les autres associations de tourbières.

L'acidité de l'eau d'expression des Sphaignes vivantes dans le stade optimal de l'association varie de 3,5 à 4,4, avec un optimum à 3,8-3,9, comme le montre la répartition des mesures selon les pH dans le graphique fig. 16.

Il ne semble pas y avoir de différences entre les diverses espèces de Sphaignes, mais plutôt avec l'état d'inondation de celles-ci : ainsi les mesures prises dans les bombements élevés au-dessus du

niveau de l'eau ne dépassent pas 4,1, tandis que celles qui sont prises au niveau d'une nappe sont moins acides (voir coupe 2, fig. 9). Les nombreuses recherches qui ont été faites sur l'acidité des tourbières à Sphaignes, dans des territoires parfois cependant très éloignés, s'accordent bien avec les nôtres ; ainsi les mesures d'ALLORGE dans le massif de Multonne voisin du Perche (1925), à la Rhune et dans la Margeride (1925), de BOUILLENNE dans les Hautes-Fagnes (1935), de BECKING et NICOLAI en Hollande (1934), etc...

Les variations de l'acidité avec la profondeur peuvent différer sensiblement. 1^o Lorsque la nappe d'alimentation est nettement acide le pH augmente en profondeur pour atteindre celui de la nappe, comme le montre l'exemple suivant, provenant de la Trappe :

Surface vivante des Sphaignes (<i>Sph. acutifolium</i>).....	3,9
Sphaignes mortes, décolorées (10 cm.).....	4,0
Tourbe récente, spongieuse (25 cm.).....	4,2
Tourbe ancienne, plus compacte (55 cm.).....	4,5
Sable décoloré sous la tourbe (65 cm.).....	5,0

2^o Lorsque les Sphaignes se sont développées sur une tourbe subneutre à Hypnacées alimentée par des eaux neutro-alkalines, l'alkalinisation en profondeur est plus accentuée, surtout au niveau de la tourbe à Hypnacées où l'on note un brusque relèvement du pH, comme le montre l'exemple de la fig. 17 ; 3^o enfin les Sphaignes peuvent être comme posées sur la surface de la tourbière neutro-alkaline actuelle, où elles forment des dômes isolés (voir pl. XXII) ; la différence de pH entre la tourbe-support et les Sphaignes est alors maximum, comme le montrent les quelques exemples suivants :

TABLEAU 59. — Modifications du pH par les Sphaignes.

	LA TRAPPE		CULOISEAU		MINIÈRES
	S. cymbif.	S. cymbif.	S. rubellum	S. cymbif.	S. cymbif.
Sphaignes vivant (surf.):	4,0	3,6	3,8	3,5	3,9
Sph. mortes non décomp. :	15 cm. : 5,2	..	..	20 cm. : 4,2	10 cm. : 5,8
Surface de la tourbe à Hyp.					
1. sous les Sph:	25 cm. : 6,4	30 cm. : 5,8	30 cm. : 5,2	35 cm. : 5,7	20 cm. : 6,7
2. au voisin. :	6,7	6,5	..	..	6,9

Ces mesures concordent parfaitement avec celles de F. CHODAT (1924) qui a mis en relief la grande différence entre le pH des touradons de Sphaignes et la cariçaie qu'ils envahissent : de 4,0 à 7,5 à moins d'un mètre de distance. Comme l'eau souterraine, l'eau de pluie absorbée par les Sphaignes subit une acidification, puisque son pH originel est en moyenne de 6,3.

Dans ces trois cas on note une forte acidification de l'eau provoquée par la présence des Sphaignes (1). Leur installation ne nécessite cependant pas une réaction très acide, puisqu'elles peuvent apparaître dans le *Schaenetum*, association neutro-alkaline, dès que la réaction en surface n'est plus alcaline. Cependant, alors qu'on observe l'envahissement des Sphaignes dans la plupart des tourbières de base des sables du Perche, celles-ci n'apparaissent jamais dans les petites tourbières des pentes des calcaires séquanien malgré un pH souvent identique. Ceci prouve que la concentration en ions H ne joue qu'un rôle indirect ; c'est la concentration en sels des eaux qui est déterminante, comme l'a montré SKENE (1915) expérimentalement ; en effet, les eaux alimentant les tourbières sur calcaires séquanien sont beaucoup plus minéralisées que celles des sables du Perche ; de plus, l'épaisseur plus grande de la tourbe dans ces dernières provoquerait une diminution de la concentration saline de l'eau d'alimentation. L'espèce qui s'établit presque toujours la première est *Sph. cymbifolium*, moins sensible à la concentration en sels que les autres espèces du *Sphagnetum*.

La végétation du *Tetraliceto-Sphagnetum* vit dans un milieu de caractères édaphiques extrêmes : présence de substances toxiques, confinement de l'oxygène, absence de nitrification, grande pauvreté en substances nutritives, abondance d'ions H libres amenant une acidification proche des limites compatibles avec la vie. Devant de telles conditions limitantes, la sélection est sévère : 1° certaines espèces douées d'un large pouvoir d'accommodation peuvent peupler ce milieu extrême, la molinie par exemple, qui vit en milieu eutrophe ou oligotrophe, dans des limites de pH de 7,8

(1) Plusieurs théories ont été émises relativement à cette acidification par les Sphaignes, en particulier celle d'ODEN arguant l'influence d'acides humiques, celle de PAUL supposant la sécrétion d'acides par les Sphaignes elles-mêmes, celle de BAUMANN et GULLY ramenant l'acidification à un échange ionique entre les cellules vivantes et le milieu.

à 3,4, *Cirsium anglicum* et *Juncus silvaticus* de 7,4 à 3,5 d'après nos mesures ; 2° la majorité, en particulier les Sphaignes et les caractéristiques d'association et d'alliance, sont des espèces spécialisées, oligotrophytes et acidiphiles. Le tableau suivant illustre l'amplitude de certaines de ces espèces vis-à-vis du facteur d'acidité, telle qu'elle ressort de nos mesures :

TABLEAU 60. — Amplitude ionique de certains éléments de la Bruyère à Sphaignes.

	3,0	4,0	5,0	6,0	7,0	8,0
<i>Drosera rotundifolia</i>		—	—			
<i>Erica tetralix</i>		—	—	—	—	—
<i>Genista anglica</i>		—	—		—	
<i>Narthecium ossifragum</i>		—		—		
<i>Calluna vulgaris</i>		—	—	—		
<i>Tetraliceto-Sphagnetum</i>		—	—			
ss-assoc. <i>Narthecietum</i>		—	—	—		

Ce tableau montre que l'acidophilie de *Drosera rotundifolia* et d'*Erica tetralix* n'est que préférente ; nous pensons que leur rareté dans les milieux neutro-alkalins est due à la sévérité de la compétition, le *Sphagnetum* apparaissant alors comme un milieu de refuge pour certaines espèces éliminées des milieux plus riches par une compétition trop intense pour elles.

Drosera rotundifolia présente, d'après notre tableau, deux régions de grande fréquence, l'une dans le *Sphagnetum* (3,5-4,3), l'autre dans le *Rhynchosporium* et les vasques à *Helodes* (5,0-5,5), séparée par un hiatus ; ce double maximum est dû ici évidemment aux conditions d'acidité différentes des associations et non à un comportement particulier de la *Drosera* vis-à-vis de ce facteur.

c) Teneur en eau de la tourbe à Sphaignes.

Une humidité forte et constante est nécessaire à l'existence des Sphaignes et, partant, de l'association ; ses variations régissent la répartition des facies et de la sous-association *Narthecietosum* ; cette dernière est localisée aux endroits déprimés constamment saturés, tandis que les facies à *Sph. acutifolium*-*Calluna*-*Molinia* couvrent les parties les plus sèches. Des prises d'échantillons faites simultanément en différents points de la tourbière de la Trappe nous ont donné les résultats suivants (24-VII-36) ;

sous-assoc. <i>Narthecietosum</i> (5-10 cm. de profondeur).....	540 %
facies à <i>Sphagnum rubellum</i> - <i>Erica tetralix</i> (0-5 cm.).....	325 et 416 %
facies à <i>Sph. rubellum</i> - <i>Molinia caerulea</i> (0-5 cm.).....	488 %
facies à <i>Sph. plumulosum</i> - <i>Calluna</i> (0-5 cm.).....	428 %
facies à <i>Sph. acutifolium</i> - <i>E. tetralix</i> (0-5 cm.).....	190 et 276 %
facies à <i>Sph. acutifolium</i> - <i>E. tetralix</i> - <i>Molinia</i>	214 et 312 %

On voit que, si la teneur en eau reste considérable, ses variations sont fortes d'un point à un autre, même dans un facies donné. L'amplitude autoécologique des espèces de l'association vis-à-vis du facteur d'humidité est très variable : les caractéristiques d'association sont des hygrophytes, tandis que les caractéristiques d'alliance et bon nombre des accessoires sont susceptibles de vivre dans des conditions de sécheresse plus ou moins grandes.

2. TETRALICETO-ULICETUM NANI.

a) *Constitution physique du substratum* : selon l'origine de l'association, le substratum est tourbeux ou minéral. Le premier est constitué par une tourbe à Sphaignes ou à Hypnacées dont l'accumulation ne se poursuit plus. Le second est localisé sur l'argile à silex dont les deux analyses mécaniques du tableau suivant donnent des exemples de structure :

TABLEAU 61. — *Analyses mécaniques de l'Ulicetum nani.*

	HOR.	PROFOND.	GROS GRAVIER	GRAVIER FIN	SABLE GROSSIER	SABLE FIN	LIMON + ARGILE
rel. 5	A ₂	10 cm.	abondant	3,9	9,0	51,4	39,6
rel. 6	A ₂	10 cm.	abondant	5,2	10,5	49,3	40,2

Le profil du sol est fortement podzolisé, comme le montre l'exemple suivant provenant de la Trappe au voisinage du relevé 6 :

A₀ (3 cm.) : humus brut, brun noir, compact.

A₁ (2 cm.) : sable graveleux argileux décoloré, bruni par mélange avec l'humus.

A₂ (35 cm.) : argile sableuse blanchâtre, riche en silex entiers, à tendance granuleuse, riche en racines.

G (?) cm.) : argile compacte, tachée de jaune rouille et de blanc verdâtre, avec grosses racines rares ; structure prismatique.

La présence d'un horizon imperméable de glei et d'horizons A fortement podzolisés sont des caractères constants des sols de lande humide à *Erica tetralix*. Ils proviennent du lessivage encore plus

accentué, par suite du déboisement, des sols de chênaies préexistantes.

b) *Acidité du substratum* : qu'il soit tourbeux ou minéral, le substratum de la lande à *Ulex nanus* est très déficient en bases et

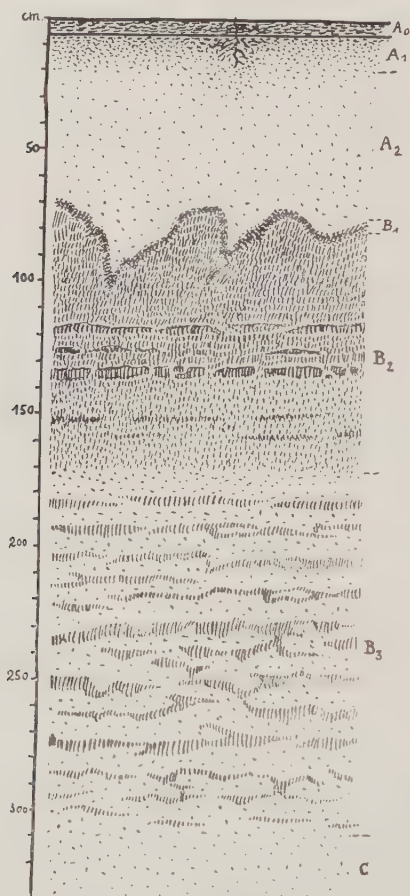


Fig. 17. — Profil d'un sol de lande sur sables du Perche fortement podzolisés (la Grande Trappe).

sa réaction est fortement acide. L'acidité de l'*Ulicetum* de tourbière varie dans les mêmes limites que celle du *Molinietum* acide auquel il succède : 4,5 à 5,2. L'*Ulicetum* d'origine silvatique est plus acide

encore dans sa couche humique superficielle, mais cette acidité diminue rapidement avec la profondeur ; ainsi dans le profil décrit ci-dessus nous avons relevé : à 2 cm. (A_0) 4,1, à 10 cm. (A_2) 4,4, à 45 cm. (G) 5,0.

La végétation est acidiphile en majorité, mais à des degrés divers : ainsi *Erica tetralix* et *Genista anglica* qui se voient dans le *Schaenetum* de pH 7,2 et 6,6, *Ulex nanus* que nous avons observé dans un *Molinietum* de pH 6,6, peuvent se voir, quoique exceptionnellement, dans des milieux voisins de la neutralité.

c) *Teneur en eau* : l'*Ulicetum* de tourbières est localisé sur les parties les plus asséchées de celles-ci ; la nature organique du substratum maintient cependant une teneur en eau élevée. Par contre les sols d'argile à silex sont rapidement saturés en période pluvieuse et desséchés en période sèche ; ainsi nous avons noté en un même point (rel. 6), à 10 cm. de profondeur, 23,1% d'eau le 6-III-35 par période très humide et 10,6% le 29-VII-35 par période de sécheresse. Les caractéristiques de l'*Ulicetum nani* sont donc des hygrophiles très tolérantes et capables de supporter une sécheresse passagère.

3. CALLUNETO-ERICETUM CINEREAЕ.

Lorsqu'elle s'établit après déboisement sur un sol à strate d'humus brut, cette association possède un profil pédologique très caractéristique qui se superpose au profil de l'association silvatique primitive. Les descriptions suivantes en donnent quelques exemples :

1. Forêt de Bellême, rel. 1, tableau 54 ; sur M (voir pl. XXVIII, ph. 1) :

- A_0 (4 cm.) : humus brut compact, riche en fines racines.
- A_1 (6-8 cm.) : sable cendré mélangé et enrobé d'humus, surtout au sein de la rhizosphère de *Calluna*, passant graduellement à l'horizon suivant :
- A_2 (25 cm.) : sable cendré, très friable, à nombreuses racines.
- B_1 (5 cm.) : bande horizontale brunie à grains agglomérés, enrobant de nombreuse racines.
- B_2 (60-70 cm.) : sable jaune ocracé uniforme, à grains agglomérés, durci, à racines grosses et très rares.
- B_3 (40 cm.) : sable à bandes alternativement rouge brique agglomérées et jaune pâle friables, larges en moyenne de 10 cm.

2. Forêt de Réno, lande à *Calluna* horizontale sur c⁵ (alt. 210 m.) :

- A_0 (4 cm.) : humus brut.
- A_1 (15 cm.) : sable décoloré friable brun par de l'humus.
- A_2 (15 cm.) : sable décoloré friable, à nombreuses racines.
- B_1 (3 cm.) : bande brunie peu nettement délimitée et peu durcie, régulière, avec des infiltrations verticales de 5 à 10 cm. dans B_2 .
- B_2 (15 cm.) : horizon jaune clair friable, à nombreuses racines.
- B_3 (200 cm.) : sable à bandes alternativement jaune pâle et brique, sinueuses et irrégulières.
- C : sable jaune pâle uniforme.

3. Forêt de la Trappe, lande à *Calluna* et *Cladonietum* sur c⁵ (alt. 270 m.)
(voir fig. 17 et pl. XXVIII, ph. 2) :

A₀ (6 cm.) : humus brut compact.

A₁ (15-25 cm.) : sable plus ou moins bruni par de l'humus.

A₂ (50-70 cm.) : sable cendré friable.

B₁ (3-5 cm.) : bande brunie, agglomérée et durcie, très sinueuse.

B₂ (60-80 cm.) : sable brun rouge aggloméré, avec bancs très durs et d'épaisseur variable de grès ferrugineux.

B₃ (150-200 cm.) : sable à bandes jaunes et brique, de largeur variable et de parcours sinueux, s'effaçant vers le bas.

C : sables jaune pâle et blanc uniforme.

Ces trois profils, sur sol sableux squelettique, sont très semblables. Nous avons observé de même sous les landes des crêtes gréseuses du Massif Armoricain, des sols semblables à ceux-ci, avec des horizons moins nettement délimités par suite de la plus grande hétérogénéité des matériaux et souvent sans horizon illuvial humique B₁. Récemment, TUXEN et DIEMONT en ont décrit deux exemples provenant de GOURIN et de ROSPORDEN en Bretagne (1936). Dans les Landes, AGAFONOFF (1926) a décrit un podzol identique aux nôtres, quoique développé sur une moindre épaisseur. ROBINSON (1932) rapporte aussi des descriptions semblables du Danemark d'après F. WEIS, d'Angleterre d'après DAVIES et OWEN, d'Ecosse d'après W.G. OGG. Dans le Nord-Ouest de l'Allemagne, le *Genisteto-Callunetum*, équivalent continental de notre *Ericetum cinereae*, repose d'après TUXEN (1929) sur des sols de profil morphologique semblable.

a) *Profil de texture* : le tableau suivant donne le résultat d'analyses mécaniques faites dans les différents horizons de divers profils :

On observe un enrichissement en éléments fins des horizons illuviaux B aux dépens des horizons éluviaux A, dû sans doute en partie à une éluviation purement mécanique, la circulation des eaux se faisant facilement dans les sols sableux. Malgré l'éluviation accentuée, les horizons d'accumulation restent cependant pauvres en éléments fins, ce qui s'explique par la pauvreté initiale de la roche-mère en ces éléments.

b) *Profil humique* : on trouve généralement en surface une couche organique pure constituée par l'association silvatique pré-existante c'est le « raw humus » ou humus brut, A₃, nettement délimité du sol minéral dont le sable est légèrement mélangé et enrobé d'humus en surface (A₁). Cette couverture organique conserve des

TABLEAU 62. — *Profils de texture des sols de l'Ericetum cinereae.*

LOCALITÉ	HORIZON	PROFON- DEUR	GRAVIER FIN	SABLE GROSSIER	SABLE FIN	LIMON	ARGILE
1. La Trappe :	A ₂	40 cm.	0,8	75,8	20,7	1,9	1,6
	B ₂	100	1,7	76,3	14,5	4,8	4,4
	C	400	0,4	90,4	7,0	1,4	1,2
2. Forêt de Réno :	A ₂	25 cm.	0,8	36,4	61,0	1,5	1,1
	B ₁	38	1,2	34,5	58,7	3,3	4,1
3. Forêt de Bellême :	A ₂	20 cm.	0,5	65,9	29,9		4,2
	B ₁	35	1,9	62,7	23,6	13,7	
4. Chartrage p. Mortagne :	A ₂	20 cm.	3,7	28,1	65,2		6,7
	B ₁	50	7,9	27,6	64,0		8,4
	B ₂	70	2,7	15,5	75,7		8,8

caractères d'humification peu avancée ; ainsi NÉMEC (1928) observa, par la méthode à l'eau oxygénée de ROBINSON, une humification moyenne de 43% seulement dans un sol à *Calluna* et *Cladonia*.

Le déboisement a cependant modifié la constitution intime de cette couche organique, mais les processus de cette modification ne sont pas encore bien connus ; les grandes transformations provoquées par le déboisement dans le microclimat — alternances rapides de saturation et de dessèchement, d'échauffement et de refroidissement sous l'influence directe du soleil, du vent et de la pluie — amènent un tassement de la matière organique qui forme une croûte durcie et peu perméable, et une modification chimique, sans doute sous l'influence de transformations dans la population de micro-organismes, dont l'étude serait du plus haut intérêt. Une conséquence essentielle de ces modifications chimiques est l'augmentation d'acidité et la formation d'« acides humiques » solubles. Ces composés humiques sont entraînés en profondeur et se déposent à la surface des horizons illuviaux en une bande brune parallèle à la surface (profils 1 et 2) ou sinueuse (profil 3).

Le tableau suivant donne une idée de la répartition verticale des composés humiques dans les profils de lande :

TABLEAU 63. — *Profil humique des sols de l'Ericetum cinereae.*

LOCALITÉ	HORIZON	PROFOND ^r	HUMUS	LOCALITÉ	HORIZON	PROFOND ^r	HUMUS
1. La Trap- pe :	A ₀	5 cm.	45,3 %	2. Forêt de Bellême :	A ₀	15 cm.	15,8 %
	A ₁	12	1,4		A ₂	25	1,2
	A ₂	40	0,7		B ₁	38	4,2
	B ₁	80	7,2		B ₂	60	1,6
	B ₂	100	1,5	4. Forêt de Rêno :	A ₁	10 cm.	1,2
	C	400	0,8		A ₂	25	0,4
3. Chartrage p. Morta- gne :	A ₂	20 cm.	3,6		B ₁	38	3,2
	B ₁	50	1,1		B ₂	60	1,6

On remarque que malgré leur teinte brune les horizons A₁ et B₁ ne renferment que peu d'humus ; alors que 1 à 2 % d'humus suffit à teinter un sol sableux, certains sols calcaires et argileux qui en renferment beaucoup plus sont cependant à peine teintés.

c) *Profil minéral de constitution chimique* : l'émigration des hydroxysols d'aluminium et de fer en profondeur est plus accentuée que dans les sols podzolisés non déboisés. Le sable est ici décoloré sur une épaisseur pouvant atteindre un mètre, où il est réduit à de la silice presque pure. L'émigration des sols d'alumine et de sesquioxyde de fer en profondeur serait due au rôle de « colloïde protecteur » joué par les acides humiques provenant de la surface : ceux-ci empêcheraient la précipitation mutuelle des sols de silice et des hydroxysols de fer et d'aluminium. Pour des causes mal connues, ces colloïdes se déposent à la partie supérieure des horizons d'accumulation, les colloïdes humiques d'abord, puis les colloïdes minéraux qui constituent un banc plus ou moins homogène et durci (B₂).

d) *Profil de structure et induration* : les horizons éluviaux sont très friables, avec une structure à éléments libres. Au contraire, les horizons illuviaux forment toujours un alios ferrugineux (ortstein, iron pan) plus développé que celui des associations silvatiques préexistantes, auquel s'est ajouté un alios humique.

e) *Profil d'acidité* : l'acidité du *Calluneto-Ericetum* sur sable, variant de 4,3 à 5,0, est plus accentuée que celle des pelouses sili-
ceuses du *Corynephorum* ; celle de l'association sur humus brut est

encore plus forte : 3,0 à 4,2 dans la strate organique, d'après une dizaine de mesures. Ce groupement est, avec la pineraie sur sol sili-
ceux, le groupement le plus acide de notre territoire. Les modifica-
tions dans la population de microorganismes du sol, la multiplica-
tion des hyphes mycéliens en particulier, semblent jouer un rôle
important dans cette acidification. De plus, HESSELMANN (1926) a
montré que la teneur en substances-tampons de la litière modifie
la réaction de la surface du sol ; or, d'après cet auteur, la litière
de la callune est précisément riche en substances acides et pauvre
en substances basiques. Son acidité n'est cependant pas très ac-
centuée : le 9-11-35, nous avons noté une acidité de 5,1 pour les
feuilles sèches encore attachées à la tige et 5,0 pour les feuilles
tombées ; dans la région méditerranéenne française, VENEMA (1934)
a relevé pour la litière de la callune un pH moins acide de 5,72.

Le sol minéral, très déficient en composés alcalins, est lui-
même très acide, avec diminution brusque de l'acidité au passage de
l'horizon B₁ à l'horizon B₂, comme le montrent les deux profils de pH
suivants :

1. la Trappe : A ₀ , à 5 cm. : 4,0	2. Bellême : A ₀ , à 3 cm. : 3,2
A ₁ , à 15 cm. : 4,1	A ₁ , à 10 cm. : 4,1
A ₂ , à 40 cm. : 5,0	A ₂ , à 25 cm. : 4,5
B ₁ , à 70 cm. : 3,6	B ₁ , à 35 cm. : 4,4
B ₂ , à 100 cm. : 6,0	B ₂ , à 50 cm. : 5,2
C, à 500 cm. : 6,7	—, à 100 cm. : 5,7

ROBINSON (1932) rapporte des analyses faites en Angleterre où
le pH évolue de 3,6-3,7 en surface jusqu'à 4,75-4,8 dans l'horizon C.
En Bretagne, H. DES ABBAYES indique dans les « landes à *Calluna*,
Erica, *Ulex* » des acidités de 4,3 à 5,2 sans autres précisions (1935).
Dans le *Cladonietum*, sur la tourbe nue asséchée des tourbières mont-
doriennes, le même auteur a noté 3,2 à 3,8. Par contre, F. CHODAT
(1924) donne un profil de « *Callunetum* » du roc de Chère sensiblement
moins acide que les nôtres : l'humus brut n'y aurait qu'un pH de
5,8 et le profil minéral de 5,6 à 5,9.

f) *Espaces porifères, teneur et capacité en eau et en air* : le ta-
bleau 64 donne le résultat de mesures effectuées en deux localités.

TABLEAU 64. — *Capacité et teneur en air et en eau de l'Ericetum.*

LOCALITÉ	HORIZON	PROFON- DEUR	CAPACITÉ		CONTENU		ESPACES PORIFÈRES
			EAU	AIR	EAU	AIR	
1. La Trappe : (22-IV-35)	A ₀	2-6 cm.	65,1 %	11,6 %	38,5 %	38,2 %	76,7 %
	A ₁	12-20	26,3	5,7	10,5	21,5	32,0
	B ₂	100-108	31,4	27,7	14,3	44,3	59,1
	C	500	34,7	26,7	12,8	48,6	61,4
2. Bellême : (13-IV-35)	A ₀	0-4 cm.	48,6	15,4	33,6	30,4	64,0
	A ₂	25-33	32,4	9,9	15,9	26,4	42,3
	B ₂	62-70	37,1	6,1	11,5	31,7	43,2

Alors que les espaces porifères sont très importants dans la strate d'humus brut, ils sont minimum dans les horizons minéraux éluviaux pour augmenter avec la profondeur. La capacité en eau suit les mêmes variations : elle est maximum dans la couche organique, où l'abondance des colloïdes humiques non saturés très dispersés provoque une grande surface interne ; elle est minimum dans les horizons minéraux de lessivage, alors qu'elle se relève dans les horizons d'accumulation grâce à la présence dans ceux-ci de colloïdes humiques et minéraux.

Le contenu en eau à un moment donné subit des variations verticales parallèles à la capacité : il est maximum dans la strate d'humus brut et minimum dans les horizons de lessivage, et repasse par un maximum relatif dans l'aliot humique B₁, comme le montre le tableau 65.

Les variations de la teneur en eau sont ici moins accentuées que dans les groupements découverts sur sol minéral, grâce au fort pouvoir de rétention de l'eau de la couche organique qui, se desséchant en surface, forme une croûte dure et imperméable qui protège le sol contre l'évaporation.

Le contenu en air (tableau 64) demeure toujours assez important par suite des bonnes conditions de drainage, l'aliot ne retenant généralement pas l'eau en profondeur. L'aération demeure de ce fait suffisante pour les racines. D'après ROMELL (1922), la végétation des sols fortement podzolisés est d'ailleurs capable de vivre dans un sol presque sans oxygène.

TABLEAU 65. — *Variations verticales du contenu en eau.*

1, Chartrage (4-I-35); 2, 3, 4, la Trappe (8-II-35, 22-IV-35, 12-IX-35);
5, forêt de Réno (10-IV-35); 6, forêt de Bellême (13-IV-35).

HOR.	1	2	3
A ₀	. .	5 cm. 64,7 %	5 cm. 75,3 %
A ₁	. .	25 4,2	25 6,5
A ₂	20 cm. 11,2 %	. .	. .
B ₁	50 19,4	70 16,9	. .
B ₂	. .	100 5,4	100 8,8
B ₃	. .	. .	. .
HOR.	4	5	6
A ₀	5 cm. 45,5 %	. .	1 cm. 54,2 %
A ₁	20 5,0	8 cm. 5,9 %	. .
A ₂	. .	25 3,4	25 8,9
B ₁	70 12,8	35 11,3	38 12,1
B ₂	100 5,2	. .	70 7,8
B ₃	. .	200 5,5	. .

g) *Genèse des sols de lande* : tels que nous venons de les décrire ceux-ci se constituent très vite sur les sables du Perche. La décoloration complète et le dépôt d'aliots humique se font au sein des horizons A de la chênaie détruite. La partie profonde des profils, B₃, est un reste conservé des horizons B de la chênaie. Mais parfois sur les pentes rapides des plateaux, l'érosion a enlevé, après le déboisement, les dépôts meubles des horizons A, amenant en surface les horizons B de la chênaie; l'installation de la lande amène alors la formation de l'horizon décoloré aux dépens de l'ancien aliots forestier. On observe très nettement les bandes alternativement jaune et rouge brique caractéristiques de ce dernier s'estompant peu à peu sous l'influence du blanchiment. Que la couche d'humus brut se trouve enlevée, comme il arrive dans les sentiers traversant les landes (voir pl. 8, fig. 2), et la strate de sable blanchi inconsistant, mise à nu, est entamée par l'érosion qui dénudera les horizons B durcis.

Alors que, par l'apport de matériaux, on voit des profils successifs de sols se superposer, comme dans les terrasses d'Alsace (ERHART, 1935), ici par les érosions successives ils s'enfoncent de l'épaisseur d'un horizon A éluvial.

Nous avons pu observer qu'à la limite commune de la lande et de la chênaie les profils caractéristiques de ces deux groupements sont très nettement tranchés (voir pl. XXVIII, phot. 1).

h) *Influence des sols de lande sur la végétation* : les processus édaphiques que nous venons de décrire jouent un rôle essentiel sur la végétation.

La couche organique compacte de la surface entrave mécaniquement la pénétration des racines faibles de beaucoup d'espèces herbacées. Les sous-arbrisseaux à système racinaire dense, comme la callune, et les herbes à rhizome puissant, comme la fougère-aigle, peuvent seuls se maintenir. Mais c'est surtout la présence de l'alios qui constitue un obstacle presque insurmontable pour les racines même les plus fortes. On voit, sur la photographie 1, pl. 12, de nombreuses racines des chênes de la futaie voisine s'étalant à la surface de l'alios ferrugineux sans y pénétrer, et enrobées par le dépôt d'alios humique postérieur.

Au point de vue de sa constitution chimique, le sol des landes est très pauvre en matières nutritives, par suite du lessivage des horizons A dans lesquels se cantonnent les racines. La végétation est constituée par quelques espèces adaptées à une oligotrophie extrême par leur croissance lente et leur assimilation continue leur permettant une accumulation faible, mais presque ininterrompue, de matières organiques. Ainsi le pin, arbre toujours vert, y croît mieux que les essences à feuilles caduques. La plupart des espèces des landes semblent cependant pouvoir vivre sur des sols moins pauvres en sels minéraux, et renfermant même du calcaire. Ainsi KRAUSS (1911) a observé la callune sur des sols renfermant jusqu'à 3,4% de calcium. Nous-même avons observé le sarothamne florissant sur sables de Lamnay renfermant 1,5% de CO_3Ca , quoique il ait été maintes fois considéré comme strictement calcifuge (1); W. MEVIUS (1921) avance que cette calciphobie serait due en réalité

(1) Ainsi LUNDEGARDT (1931) le cite, avec le Châtaignier et le Pin sylvestre, comme les trois seules phanérogames réellement et strictement calciphobes, ce qui est faux également pour ces deux derniers.

à l'impossibilité pour la plante de vivre en milieu neutro-alcalin. La calciphobie des plantes des landes serait-elle en réalité une acidiphilie ? Si la végétation du *Calluneto-Ericetum* est constituée en majorité d'espèces cantonnées sur les sols acides, comme *Erica*, *Calluna*, *Nardus stricta*, certaines s'observent jusque sur des sols neutres, comme *Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius*, *Danthonia decumbens*. Le tableau 66 donne la répartition ionique dans le Perche de ces espèces et de l'association.

TABLEAU 66. — Amplitude ionique de certaines espèces du *Calluneto-Ericetum*.

	3,0	4,0	5,0	6,0	7,0
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	—	—	—	—
<i>Sarothamnus scoparius</i> ...	—	—	—	—	—
<i>Ulex europaeus</i>	—	—	—	—	—
<i>Danthonia decumbens</i> ...	—	—	—	—	—
<i>Ericeto-Callunetum</i> (typ.).	—	—	—	—	—
Facies à <i>Calluna</i> et <i>Cladonietum</i>	—	—	—	—	—

F. CHODAT (1924) a noté la présence du sarothamne à FERNEY sur un sol de pH 6,0-6,2, à la limite orientale de son aire. *Ulex europaeus* a été observé en Angleterre entre des pH de 8,3 et de 4,0 dans des pâturages d'après des recherches d'ATKINS et FENTON (1932); par contre, *Nardus stricta* n'a été trouvé par les mêmes auteurs qu'entre 3,5 et 6,0 avec maximum entre 4,0 et 4,5. Le *Genista pilosa*, exclusivement silicicole et acidiphile dans le Perche, le Vexin (ALLORGE, 1922), la Belgique (MASSART, 1910), devient indifférent sous des climats plus continentaux, comme en Champagne (LAURENT, 1921) et dans le Jura (CHODAT, 1924) où il prospère sur sols calcaires de pH=7,2, ayant en apparence une amplitude ionique à deux optima, comme *Arctostaphylos Uva-ursi* et *Erica carnea* sous le même climat.

La grande pauvreté spécifique du facies à *Calluna* et Hypnacées sur humus brut est peut-être due en partie à l'acidité extrême de ce facies.

Les caractères édaphiques des landes arides sont de la plus haute importance dans leur reboisement. Les espèces exigeantes

quant à la teneur en sels nutritifs du sol ou à son humidité ne peuvent être utilisées. Le chêne sessile, peu exigeant et de tendance xérophile, serait indiqué ; mais la présence d'aliôs à une faible profondeur gêne le développement de sa racine pivotante ; le hêtre, qui a une racine plus étalée, est une essence d'ombre et d'humidité qui ne forme dans les landes que des buissons rabougris ; le bouleau blanc y vient bien et, malgré sa valeur industrielle très faible, est cependant une essence pionnière à favoriser. Mais l'espèce la plus recommandable pour le reboisement des landes est le pin sylvestre ; nous verrons plus loin comment il modifie le milieu et peut reconstituer la chênaie détruite. L'épicéa, dont on observe quelques beaux peuplements sur sols fortement podzolisés dans le massif d'Ecouvès, pourrait aussi être essayé sur les sables du Perche. Mais le mieux est de prévenir le mal en évitant de pratiquer des coupes blanches sur les sols très acides.

En résumé, les landes sur sables siliceux présentent une podzolisation extrême, maximum possible sous notre climat ; bien que le Perche soit compris dans la zone faiblement podzolisée d'AGAFONOFF (1927, 1933-35), on observe cependant des sols fortement podzolisés, comme ceux que nous venons de décrire, dans des conditions localement favorables de topographie, de substratum et de végétation. Nous nous rallions donc pleinement en ceci aux conclusions formulées par les pédologues ROBINSON (1932) et ERHART (1935).

Au point de vue de la végétation, l'étude édaphique montre les caractères extrêmes auxquels celle-ci est soumise, en particulier les caractères de sécheresse, de pauvreté en substances nutritives et d'acidité, tous au voisinage du minimum compatible avec la vie des végétaux. Il en résulte une sélection sévère des espèces.

3. LES FORMES BIOLOGIQUES DE LA VÉGÉTATION DES LANDES

1. SPECTRE BIOLOGIQUE.

Les nanophanérophytes, bien que ne constituant pas la majorité des espèces, couvrent la plus grande surface : elles forment une synusie à assimilation continue caractéristique des formations de

lande ; ces sous-arbrisseaux à croissance lente, dont les fortes racines permettent l'accumulation de réserves et portent des mycorhizes, constituent la forme biologique le mieux adaptée au milieu très pauvre et très acide de la lande. Leur aspect xéromorphe est très prononcé : feuilles et ramuscules aciculaires des *Ulex* et de *Genista anglica*, feuilles linéaires et leptophylles des Ericacées, feuilles leptanophylles plus ou moins enroulées et pileuses de *Salix repens* et *Genista anglica*. Mais cette xéromorphie ne correspond pas à un xérophytisme physiologique et serait d'origine génotypique.

	<i>Tetraliceto-Sphagnetum.</i>		<i>Tetraliceto-Ulicetum nani.</i>		<i>Caiuneto-Ericetum cinereæ.</i>	
Nph	6	14,6 %	8	22,8 %	7	20,6 %
Ch	.	.	.	.	3	8,8
H	25	61,0	23	65,7	22	64,8
G	10	24,4	4	11,5	1	2,9
T	.	.	.	.	1	2,9

Les hémicryptophytes forment la majorité des espèces : *H. cespitoseus* (*Molinia*, *Nardus*), *H. rosettées* surtout à la surface des Sphaignes (*Drosera*, *Pedicularis*, *Juncus squarrosus*), *H. « scaposa »* appartenant aux espèces des basses tourbières et des associations silvatiques. Elles ne forment dans les landes qu'une synusie très discontinue, sauf dans les facies dominés localement par *Narthecium* ou *Molinia*.

Les géophytes, abondantes dans le *Sphagnetum*, sont beaucoup plus rares sur un substratum plus sec ; ainsi la lande aride de l'*Ericetum cinereæ* ne porte plus qu'une géophyte à rhizôme. En outre, la tourbe constitue un substratum facilement perméable aux organes souterrains, favorisant ainsi les géophytes mécaniquement.

Quant aux thérophytes, on n'en compte qu'une ; encore est-ce une espèce parasite sans chlorophylle, indépendante en ce qui concerne sa nutrition des conditions écologiques du milieu.

Les Muscinées, qui n'ont pas été comprises dans le spectre biologique, jouent dans le *Tetraliceto-Sphagnetum* un rôle très important

en constituant une synusie dense et épaisse de rôle synécologique et dynamique de première importance. Dans le faciès appauvri à *Calluna* de l'*Ericetum cinereae*, les Muscinées forment également une synusie close, mais celle-ci a une importance écologique beaucoup moindre.

4. CARACTÈRES ANTHROPOZOIQUES

1. TETRALICETO-SPHAGNETUM.

Nous avons étudié en détail l'action de l'homme dans un mémoire sur les Bruyères à Sphaignes du massif de Multonne (1931). Un mode d'intervention que nous n'avions pas observé dans ce massif consiste dans le pâturage par le bétail, qui s'exerce sur une partie de la tourbière de Gannes à l'Hôme-Chamondot. Celui-ci agit sous plusieurs formes : 1^o il agit mécaniquement par le piétinement qui, détruisant les bombements sphagneux, ramène en surface une humidité plus grande qui provoque l'envahissement d'espèces de stades antérieurs plus hygrophiles, *Juncus silvaticus*, *Wahlebergia hederacea*, *Scutellaria minor* et surtout *Rhynchospora alba*; 2^o il agit par le broutement de certaines espèces, *Molinia* en particulier; 3^o il agit aussi chimiquement par une fumure naturelle qui permet à des espèces prairiales de s'installer, *Cerastium triviale*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*. Sous le climat montagnard de l'Aubrac, ALLORGE et DENIS (1927) ont constaté une dégradation du *Sphagnetum fuscum* parallèle à celle-ci sous l'influence du pâturage.

2. ULICETUM NANI et ERICETUM CINERAE.

La régression de ces landes peut être également provoquée par le pâturage qui les amène à l'état de landes-pâturées où les sous-arbrisseaux sont réduits à l'état défensif; ce type fréquent dans le Massif Armoricaïn n'a pas été observé par nous dans le Perche. Par contre la pullulation locale des lapins et les incendies peuvent y jouer un rôle important.

1^o *Action des lapins* : comme le montre la photographie 2, pl. XXIII, prise dans une lande aride enclose, les touffes de *Calluna* et d'*Erica cinerea* survivantes sont déprimées par la destruction de leurs jeunes pousses; les larges vides laissés entre elles sont couverts d'un tapis polychrome continu de mousses et de lichens,

rappelant le *Cladonietum ericetorum* des landes à *Calluna* en reconstitution ; le relevé suivant pris sur 100 mq. dans cette lande en donne un exemple :

Erica cinerea 1.3, *Calluna vulgaris* +, *Rumex acetosella* +, *Aira praecox* + ;
Polytrichum juniperinum 4.4, *Cladonia glauca* 3.2, *Cl. impexa* ssp. *laxiuscula*
 2.3, *Cetraria aculeata* 2.2, *Cladonia Floerkeana* 2.1, *Cl. coccinea* 1.2.

Une telle extension de la strate cryptogamique a été notée sous la même influence à propos des pelouses xérophiles siliceuses.

Les lapins agissent aussi en modifiant les conditions édaphiques par l'apport en surface de sable sur lequel s'établissent quelques espèces psammophiles annuelles (*Mibora*, *Teesdalia*, *Filago minima*, *Cerastium semidecandrum*, etc.) constituant un stade initial du *Corynephorum*.

2° *Action des incendies* : les incendies sévissent fréquemment dans les landes, détruisant une partie de la végétation et de la couverture humique. Des modifications microclimatiques et édaphiques sont brusquement provoquées : l'augmentation de la vitesse du vent et de l'évaporation à la surface du sol, la diminution de la teneur en humus et en eau ont été évaluées par FRITSCH et SALISBURY en Angleterre (1915) ; mais en outre la constitution chimique du sol et sa population de microorganismes sont fortement modifiées et demanderaient des recherches précises. Ces modifications ne sont d'ailleurs que transitoires et la lande se reconstitue finalement en suivant des stades progressifs que nous résumons ci-dessous d'après nos observations dans le Nord-Ouest de la France.

1° Stade éphémère à Algues et germinations nombreuses.

2° Stade à Muscinées dominantes : *Ceratodon purpureus* et *Polytrichum piliferum* ou *juniperinum* très communs, *Funaria hygrometrica*, *Campylopus turfaceus* et *brevipilus*, *Marchantia polymorpha minor*, etc. Les Phanérogames sont éparses mais variées : espèces plus ou moins nitratophiles caractéristiques de ce stade (*Epilobium spicatum*, *Digitalis purpurea*, *Senecio silvaticus*, *Carex pilulifera*), espèces messicoles à semences légères (*Rumex acetosella*, *Sonchus*, *Taraxacum*, *Sagina procumbens*, etc.), espèces de la lande survivantes ou provenant de semences et encore effacées. Ce stade est le *Précallunetum* de DENIS (1922) et correspond à la phase 2 de FRITSCH et SALISBURY.

3° Stade à Lichens et Nanophanérophytes basses : les pieds de

Calluna, *Erica* et *Ulex* s'étendent de plus en plus avec l'aspect de touffes denses et déprimées ; dans les vides les algues et les Muscinées sont supplantées par les *Cladonia* à thalle apprimé, constituant le *Cladonietum ericetorum* ; aux endroits où la molinie était abondante avant l'incendie, elle croît à nouveau abondamment si elle n'a pas été détruite. Ce stade constitue le *Pusillaecallunetum* de DENIS et les phases 3 et 4 de FRITSCH et SALISBURY.

4^e Stade à Nanophanérophytes dominantes et Hypnacées : les arbrisseaux de la lande, à croissance lente, ont remplacé les herbes à croissance rapide ; les Lichens disparaissent devant les grandes Hypnacées sociales. C'est la phase 5 de FRITSCH et SALISBURY, marquant la reconstitution de la lande.

C. ÉVOLUTION DES ASSOCIATIONS DE LANDES

1. TETRALICETO-SPHAGNETUM

Le rôle des Sphaignes dans la constitution et la conservation de cette association est primordial. Dès qu'elles s'établissent, dans les conditions écologiques que nous avons étudiées, leur rapidité de développement végétatif leur donne une agressivité remarquable vis-à-vis des espèces voisines, s'exerçant de façons diverses : elles éliminent mécaniquement la végétation par la densité et l'épaisseur de leurs bombements et aussi par les multiples changements dans les conditions écologiques du milieu. La compétition est aussi intense entre les diverses espèces de Sphaignes, toutes de sociabilité élevée : lorsque plusieurs d'entre elles sont en présence, le terrain reste finalement à celle dont les exigences écologiques, d'humidité en particulier, sont le plus proches des conditions offertes par le milieu. Des illustrations de ces faits nous seront fournies par l'étude détaillée de l'évolution de la Bruyère à Sphaignes telle que nous l'avons observée dans le Perche.

1. TETRALICETO-SPHAGNETUM DES TOURBIÈRES.

Il a, dans le Perche, plusieurs origines :

- a) milieu plus ou moins submergé acide : vasques à *Helodes*, *Rhynchosporietum* ;
- b) milieu exondé acide : *Juncetum silvatici* ;
- c) milieu exondé subneutre : *Schaeneto-Juncetum obtusiflori*.

a) Les vasques à *Helodes* et les cuvettes à *Rhynchospora* sont colonisées de façon identique à celle observée par nous dans le massif de Multonne (1931) : les espèces hygrophiles, *Sph. Gravelii* et *cuspidatum*, après comblement de la dépression, sont supplantées par des espèces hygrophiles, *Sph. cymbifolium* et *papillosum* le plus souvent, cette dernière en communauté avec *Narthecium ossifragum*, constituant la sous-association *Narthecietosum* que nous avons décrite. Les rhizomes consolidateurs de cette Liliacée et les touffes édifiatrices des Sphaignes exhaussant le sol, permettent l'installation de Sphaignes moins hygrophiles, *Sph. rubellum* en particulier ; les bombements deviennent alors épais et les espèces survivantes des associations préexistantes se raréfient (*Rhynchospora*, *Juncus silvaticus*) ; par contre les espèces caractéristiques envahissent les bombements, créant selon leur dominance des faciès divers : l'association est à son maximum de vitalité et de richesse floristique.

Mais l'accumulation rapide de la tourbe amène l'éloignement du plan d'eau et l'assèchement relatif de la surface ; l'humidité devient inférieure à l'optimum du *Sph. rubellum* qui est généralement remplacé par *Sph. acutifolium*, en même temps que se multiplient certaines phanérogames, *Calluna*, *Molinia*, *Juncus squarrosus*, indicatrices d'une diminution de l'humidité. Enfin l'humidité arrive à son minimum compatible avec la survivance des Sphaignes ; celles-ci ayant perdu leur agressivité, sont colonisées par une végétation moins hygrophile. Une grande diversité peut alors se présenter, constituant des petits groupements d'assèchement intermédiaires entre le *Sphagnetum* et le *Molinietum* ou l'*Ulicetum nani* ; ces stades varient d'une tourbière à l'autre ou dans une même tourbière sans qu'on y puisse déceler de cause apparente. Ainsi le *Scirpetum caespitosi*, bien développé en Basse-Normandie (Lessay, Ecouvès, Multonne, etc.) et dans le Maine (la Flèche, Pontvallain, etc.), manque dans le Perche. Par contre on y observe un stade d'assèchement à *Eriophorum angustifolium* et *vaginatum* dont voici un relevé (voir pl. XXIII, fig. 1) :

Tourbière de Gannes à l'Hôme-Chamondot, alt. 230 m., 100 mq. :

Eriophorum angustifolium 3.3, *E. vaginatum* 2.3, *Erica tetralix* 3.2, *Rhynchospora alba* 3.2, *Carex echinata* 2.2, *Molinia caerulea* 2.2, *Potentilla erecta* 2.1, *Calluna vulgaris* 1.2, *Wahlembergia hederacea* 1.2, *Juncus silvaticus* 1.2, *J. squarrosus* 1.1, *Holcus lanatus* 1.2, *Agrostis alba* 1.2, *Polygala serpyllacea* +, *Galium uliginosum* +, *Carex panicea* +, *Danthonia decumbens* +, *Sphagnum rubellum* 3.4, *Sph. cymbifolium* +, *Leucobryum glaucum* +.

Nous rapprochons ce groupement (modifié ici par la pâture) de l'*Eriophoretum vaginati-angustifolii* d'assèchement décrit par RANKIN dans le North Lancashire et par LEWIS et MOSS dans la chaîne pennine (in TANSLEY, 1911), où il est largement développé. Ce groupement serait dans le Perche le reste d'un groupement boréo-montagnard fortement imprégné par l'élément atlantique, tout comme le *Scirpetum caespitosi* bas-normand,

Mais le processus de destruction de la tourbière à Sphaignes le plus fréquent dans le Perche est son envahissement muscinal par *Aulacomnium palustre* et phanérogamique par *Molinia caerulea*. Le rôle destructeur de ces espèces a été fréquemment observé (BRAUN, 1915 ; DENIS, 1922 ; LUQUET, 1926 ; JOUANNE, 1925-29, etc.). *Polytrichum commune*, autre espèce destructrice de la tourbière, ne joue dans le Perche qu'un rôle tout à fait subordonné. Finalement, le terrain reste aux espèces qui ont envahi les Sphaignes, soit les Ericacées et les *Ulex* qui constituent directement l'*Ulicetum nani*, soit la Molinie qui, ayant éliminé à son tour la strate muscinale et amené ses satellites habituels, constitue un *Molinietum* acide.

A la Trappe, on observe enfin un autre mode d'évolution de la tourbière à Sphaignes : le stade à *Sph. papillosum* et *Narthecium* se maintient au sommet des pentes mouilleuses sans être envahi par les Sphaignes à bombements épais ; cette sous-association, par assèchement, voit disparaître les Sphaignes, alors que le *Narthecium* devient très dense et constitue des peuplements presque purs, comme le montre le relevé suivant :

Narthecium ossifragum 4.5, *Molinia caerulea* 2.1, *Erica tetralix* 2.1, *Calluna vulgaris* 1.2, *Eriophorum angustifolium* (1.1).

Le *Narthecium* présente donc une grande amplitude vis-à-vis du facteur d'humidité et ne disparaît de la tourbière que lorsque les bombements épais l'envahissent, sans doute à cause de la faible résistance à l'enfouissement offerte par cette espèce.

b) Le *Juncetum silvatici* de la tourbière acide à Hypnacées peut être envahi par les Sphaignes qui, par enfouissement, clairsemement le jonc et son cortège d'hémicryptophytes, qui ne subsistent qu'en individus isolés et peu florifères.

c) Enfin les Sphaignes peuvent envahir la tourbe neutro-alcaline à Hypnacées elle-même à son stade du *Schaeneto-Juncetum*. Nous avons vu plus haut les conditions de leur établissement et les

modifications qu'elles apportent au milieu ; ces modifications sont telles que la végétation est changée presque d'un bloc : seules les espèces du *Schaenetum* à longue tige et le moins sensibles à l'acidification se maintiennent alors que s'établit sur les bombements la

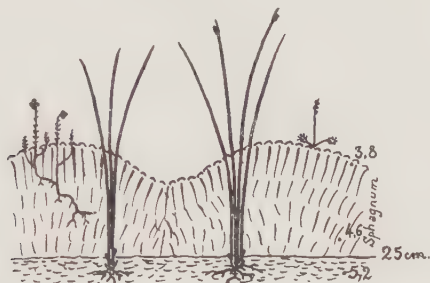


Fig. 18 . — Coupe montrant la survivance de *Schænus* enracinés dans une tourbe à Hypnacées peu-acide recouverte par une couche continue de Sphaignes très acides (tourbière de Brotz).

végétation caractéristique du *Sphagnetum*, comme le montrent les relevés suivants de bombements isolés (voir phot. 1 et 2, pl. XXII) :

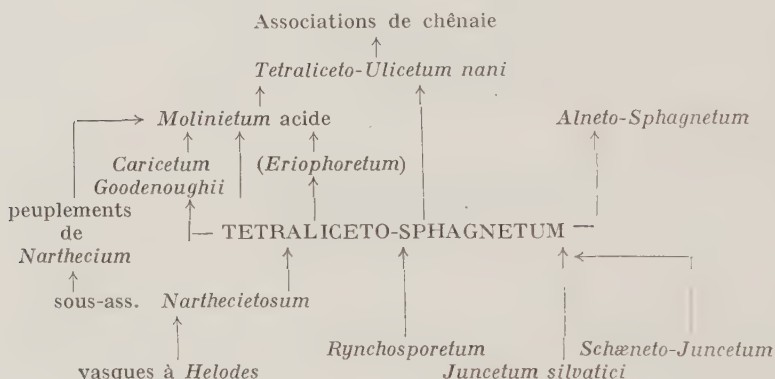
1. Bombement de *Sph. cymbifolium* aux Minières :
 - 1° Espèces du *Schaenetum* : *Eupatorium Cannabinum*, *Juncus obtusiflorus*, *Molinia caerulea*, *Equisetum palustre*.
 - 2° Espèces du *Sphagnetum* : *Drosera rotundifolia*, *Ulex nanus*, *Erica tetralix* dominant.
2. Bombement de *Sph. cymbifolium* + *Sph. rubellum* aux Minières :
 - 1° Espèces du *Schaenetum* : *Scabiosa Succisa*, *Cirsium anglicum* (stérile), *Juncus obtusiflorus*, *Molinia caerulea*, *Epipactis palustris* (stérile).
 - 2° Espèces du *Sphagnetum* : *Drosera rotundifolia*, *Ulex nanus*, *Erica tetralix*.
3. Bombement de *Sphagnum cymbifolium* à la Trappe :
 - 1° Espèces du *Schaenetum* : *Juncus silvaticus*, *Molinia caerulea*, *Equisetum palustre* (stérile).
 - 2° Esp. du *Sphagnetum* : *Drosera rotundifolia*, *Potentilla erecta*, *Erica tetralix*, *Calluna vulgaris* dominant, *Aulacomnium palustre*.

La figure 18 montre un stade plus avancé de l'envahissement des Sphaignes : toute la surface est colonisée, depuis une vingtaine d'années d'après l'épaisseur des Sphaignes, mais des touffes de *Schænus* discontinues et peu florifères en émergent encore ; on observe ici une stratification très nette des organes souterrains provoquée par l'évolution de la végétation.

Ainsi l'évolution naturelle des tourbières à Hypnacées sur sables

du Perche, aux eaux peu minéralisées, les conduit à l'envahissement par les Sphaignes. Alors que dans quelques-unes d'entre elles celles-ci ne sont pas encore apparues (Longny), elles couvrent parfois déjà dans quelques autres toute la surface (fig. 10, profil 5), en passant par les stades successifs de touradons isolés à la partie supérieure (profil 2), d'une bande discontinue et étroite (profil 3) ou continue et large (profil 4).

Le tableau ci-dessous résume les origines et l'évolution naturelle du *Tetraliceto-Sphagnetum* :



L'observation de la végétation actuelle des tourbières à Sphaignes du Perche ne nous permet pas de leur assigner d'autre origine. En Europe septentrionale (BACHMAN, 1920) et centrale (GRAEBNER, 1901 ; W. BERSCH, 1912 ; F. CHODAT, 1924), on a observé l'installation fréquente de tourbières à Sphaignes sur l'emplacement de forêts détruites par leur envahissement, ces forêts reposant elles-mêmes sur un sol minéral ou sur une tourbe à Hypnacées. Nulle part dans le Perche on n'observe de destruction *actuelle* des groupements silvatiques par les Sphaignes.

2. TETRALICETO-SPHAGNETUM DES ÉTANGS.

Les étangs oligotrophes, dont le milieu acide et déminéralisé est très favorable à l'installation des Sphaignes, voient parfois celles-ci se développer sur leurs bords lorsque l'humidité est maintenue suffisante par suite de suintements à la partie supérieure des grèves ; c'est alors *Sph. cymbifolium* qui apparaît le premier, formant une ligne de gros bombements isolés au voisinage de la ceinture de

Molinia, dont les touradons servent de point de départ à la constitution des bombements. Les Sphaignes trouvent en effet autour de ces touradons une humidité du sol et de l'air supérieure à celle de la grève nue, comme l'a fait remarquer DENIS (1925) au sujet des mares de la forêt de Fontainebleau ; elles vivent cependant là dans des conditions précaires et ne constituent pas le *Tetraliceto-Sphagnetum*.

Dans les étangs dystrophes par contre, nous avons vu que la grève est recouverte d'un enduit tourbeux épais édifié par l'*Helodeto-Sphagnetum* ; sur cette tourbe très acide et plus ou moins inondée, les Sphaignes hydro-hygrophiles prospèrent et leurs tapis lâches exhausent le sol, préparant l'installation des Sphaignes purement hygrophiles de la Bruyère à Sphaignes. Des buttes de *Sph. cymbifolium* apparaissent à la partie supérieure de l'*Helodetum* et colonisent la grève en aval, édifiant un stade embryonnaire de tourbière d'étang, tel que nous l'avons décrit plus haut. On n'observe pas dans le Perche de stade plus avancé (1).

2. TETRALICETO-ULICETUM NANI

Les deux variétés que nous avons reconnues sont dues à sa double origine.

1^o La variété des tourbières est le stade terminal, avant boisement, de l'évolution de celles-ci. Elle succède le plus souvent au *Molinietum* acide par tous les intermédiaires, mais la proportion de molinie demeure presque toujours assez importante pour donner à la lande de tourbière un aspect herbeux. Les sous-arbrisseaux aux racines et aux tiges fortes et buissonnantes parviennent à se faire leur place parmi la strate dense de la Graminée et sont même avantagées par leur assimilation continue qui leur permet de croître pendant la période où celle-ci a ses parties aériennes détruites.

La lande à *Ulex nanus* peut parfois succéder directement au *Molinietum alcalin* par acidification de la tourbe en surface ; les

(1) Non loin du Perche, l'étang de Saint-Denis-sur-Sarthon près Alençon présente une tourbière au stade de maturité identique à celles que CHOUARD a décrites dans le Confolentais (1924). Les mares à Sphaignes des landes de Lessay (Manche) montrent très nettement, sur une surface parfois fort restreinte, l'envahissement marginal centripète de l'*Helodeto-Sphagnetum* par les bombements de la Bruyère à Sphaignes.

espèces neutrophiles sont alors rapidement éliminées par suite de l'acidification rapide. Le relevé suivant, provenant d'une petite tache de lande constituée au sein d'un *Molinietum alcalin* dans la tourbière de Culoiseau, en est un exemple :

Ulex europaeus 3.3, *Calluna vulgaris* 3.2, *Molinia caerulea* 3.2, *Erica tetralix* 1.2, *Pteridium aquilinum* 1.2, *Equisetum palustre* 1.2, *E. maximum* +, *Juncus silvaticus* +, *Eupatorium cannabinum* +.

Le *Pteridium* devient dominant par places.

Enfin la lande à *Ulex nanus* peut s'établir directement par assèchement du *Tetraliceto-Sphagnetum* ; la seule variation importante est alors dans la strate muscinale où les Sphaignes se réduisent à des taches restreintes sans épaisseur qui se résorbent peu à peu en laissant la place aux Muscinées moins hygrophiles.

La végétation arbustive apparaît dans l'*Ulicetum nani* sous la forme de buissons de *Betula pubescens* et de *Salix cinerea* qui constitueront une lande arbustive conduisant finalement à une association de chênaie.

2° La variété silvatique a une origine régressive par incendie ou déboisement d'associations de chênaie ou de plantations de pins. Nous étudierons plus loin le processus de son installation et de son reboisement.

3. CALLUNETO-ERICETUM CINEREA

Cette association succède aux pelouses xérophiles et aux cultures abandonnées sur sols siliceux ou à un déboisement par coupes ou incendies.

1° L'*Ericetum cinereae* colonise les pelouses et les friches par ses espèces sociales qui sont, par ordre de fréquence décroissante, *Sarothamnus scoparius*, *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea* et *Ulex europaeus* ; alors que le premier forme rapidement des buissons élevés, les autres espèces demeurent longtemps effacées. La végétation des pelouses se maintient entre les arbustes jusqu'à ce que ceux-ci aient couvert toute la surface.

2° L'*Ericetum cinereae* provenant de la destruction d'associations silvatiques entre dans une série évolutive partielle et régressive où il est précédé, dans le cas d'incendie, d'une association à *Cladonia*, comme nous l'avons vu plus haut. Les lichens de ce *Cladonietum*

trouvent un milieu favorable sur le sol nu ; mais les touffes de calune se multiplient et avec elles les grandes Hypnacées sociales qui recouvrent les lichens ; parmi ces derniers, les petites espèces caractéristiques appliquées au sol par leur thalle et leurs podétions ne peuvent survivre à la compétition, alors que les plus grandes espèces, se détruisant par la base, du groupe *rangiferina* peuvent se maintenir parmi les mousses, tout comme à la surface des Sphaignes dans la Bruyère tourbeuse. Le *Cladonietum ericetorum* suit la règle habituelle de l'évolution progressive : association unistrate, il est supplanté par une association pluristrate.

En résumé, les landes du Perche entrent dans deux groupes de séries évolutives : une série naturelle tourbeuse avec le *Tetraliceto-Sphagnetum* et le *Tetraliceto-Ulicetum nani* p.p., et des séries artificielles et partielles provenant de déboisements, avec le *Tetraliceto-Ulicetum nani* p.p. et le *Calluneto-Ericetum cinereae* (1).

(1) Certaines landes littorales non tourbeuses peuvent cependant être considérées comme primitives par suite de l'influence du vent qui entrave l'établissement de toute végétation arborescente.

CHAPITRE VII

LES PLANTATIONS DE PINS

La seule Gymnosperme incontestablement indigène dans le Perche est *Juniperus communis*. Nous n'y avons pas rencontré l'*if* à l'état spontané, bien que cette espèce ne soit pas encore complètement disparue du Nord-Ouest de la France (voir LETACQ, 1911 ; CHEVALIER, 1936). Dans le Nord du Perche et le pays d'Ouche, le *sapin pectiné* se voit fréquemment en mélange avec des essences feuillues, hêtre en particulier, au milieu desquelles il se comporte comme une espèce indigène ; son indigénat y est cependant douteux.

Parmi les essences plantées en massifs, le pin sylvestre est de beaucoup le plus répandu. On trouve quelques massifs purs de pins maritimes dans le sud du Perche (1), mais ils souffrent des hivers trop rigoureux et leur croissance y est lente, comme aux environs de Paris et même en Sologne. Nous n'avons observé le pin noir ou d'Autriche (*Pinus Laricio Austriaca*) qu'à l'état d'individus isolés parmi les plantations de pins sylvestres, surtout dans le sud du Perche.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

Les plantations de pins sylvestres du Perche sont presque uniquement localisées sur les substrata suivants :

1° sur le *calcaire corallien* des environs de Mortagne, en particulier sur les pentes où la couverture de terre végétale est insigni-

(1) D'après WILLKOMM (in MATHIEU, 1897), le pin maritime réclame pour sa croissance normale une température moyenne annuelle de 12° et hivernale de 6° ; même dans le sud du Perche, ces conditions thermiques ne sont pas réalisées.

fiantes ; elles y alternent avec des pelouses xérophiles du *Bromion* et des moissons calcaires ;

2° sur les *sables de Lamnay* du Sud du Perche, où elles voisinent avec des pelouses sableuses de l'*Artemisietum* ;

3° sur les *sables du Perche* où elles sont plantées sur des coupes de chênaies et des landes arides ;

4° sur les plateaux d'*argile à silex*, où elles reboisent les aires occupées par la lande.

Les plantations de pins sont donc établies dans deux types de stations édaphiquement opposées : sols calcaires et alcalins d'une part, sols sableux ou argileux oligotrophes et acides d'autre part. Le cortège floristique diffère beaucoup selon les deux variétés édaphiques du groupement que nous étudierons séparément.

1. PLANTATIONS SUR SOL CALCAIRE

1. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Le groupement se présente dans son développement optimal dans les plantations de 15 à 30 ans des environs de Mortagne, dont la végétation est analysée dans le tableau 67.

Les caractéristiques se réduisent à trois espèces : *Goodyera repens*, Orchidée saprophyte introduite avec le pin, *Monotropa hypophagos* et *Cephalanthera pallens*, espèces indigènes qui se voient aussi sous des essences feuillues. Le reste de la végétation est constitué par des survivants de la pelouse sur laquelle la plantation a été établie et des silvatiques peu spécialisées parmi lesquelles les Mousses sont particulièrement florissantes. Malgré leur faible individualité floristique, nous élevons les plantations de pins au rang d'association, par suite de son écologie particulière et de sa stabilité ; c'est une association adventice créée par une espèce de haute valeur dynamogénétique, amenant avec elle une partie de la végétation qui la caractérise dans son aire naturelle : *Goodyera repens* dans le Perche, et ailleurs *Chimaphila umbellata*.

2. STRATIFICATION ET FACIES.

Dans la strate arbustive, toujours présente, le génévrier peut former localement de véritables fourrés. La strate herbacée peut être presque absente ou au contraire presque continue, mais elle n'est jamais dense ; elle est dominée par *Brachypodium pinnatum*,

TABLEAU 67. — Plantations de pins.

Variété sur sols calcaires.

1, 2, 3 : bois du Guillé à Courgeault ; 4 : plantation à Saint-Hilaire-lès-Mortagnes.
 Basse-Normandie : 5 : campagne de Trun, à Aubry-en-Exmes ; 6 : campagne de
 Caen, à Moul.

			1	2	3	4	5	6
		Exposition :	plat	plat	plat	E	plat	plat
		Pente :	—	—	—	10°	—	—
		Substr. géologique :	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ³ c	J ₁	J ₁
		Recouvrement (en 1/10) :						
		Strate IV-V :	10	10	10	10	10	10
		— III :	5	2	1	2	2	2
		— II :	1	8	4	6	8	7
		— I :	10	10	9	8	9	8
		Surface (en m ²) :	100	100	100	100	100	100
		CARACTÉRISTIQUES :						
P	IV-V	<i>Pinus silvestris</i>	4 5	4 5	4 5	4 5	4 5	4 5
G	II	<i>Monotropa hypophagos</i>	. . .	. . .	1 2	1 3	. .	2 3
Grh		<i>Goodyera repens</i>	1 2	. .	. .	. .	2 2	2 2
		<i>Cephalanthera pallens</i>	. .	+	+	. .	. .	. .
		COMPAGNES PRINCIPALES :						
P	III	<i>Ligustrum vulgare</i>	(+ .)	+	+	1 2	(- .)	+
M	I	<i>Scleropodium purum</i>	3 3	5 4	5 4	4 4	4 4	3 4
P	III	<i>Juniperus communis</i>	3 4	1 2	(+ .)	(+ .)	(+ .)	. .
Ch	II	<i>Hedera Helix</i>	(1 2)	(+ .)	(+ .)	(+ .)	. .	(+ .)
H		<i>Pimpinella Saxifraga</i>	+	1 1	1 1	+	2 1	. .
		<i>Brachypodium pinnatum</i>	(1 2)	4 4	(2 3)	3 3	(1 2)	. .
P	III	<i>Rosa sp.</i>	(+ .)	(+ .)	+	. .	. .	(+ .)
		<i>Acer pseudo-platanus</i>	(+ .)	(+ .)	(+ .)	. .	. .	(+ .)
H	II	<i>Potentilla reptans</i>	(1 1)	. .	(+ .)	(+ .)	(+ .)	. .
		<i>Poterium dictyocarpum</i>	. .	. .	(1 1)	(+ .)	1 1	(+ .)
P	III	<i>Crataegus monogyna</i>	. .	. .	(+ .)	(+ .)	(1 1)	. .
		<i>Cornus sanguinea</i>	. .	(1 1)	. .	(+ .)	. .	(+ .)
		<i>Viburnum Lantana</i>	(+ .)	+	+	. .	. .	. .
		<i>Fraxinus excelsior</i>	(+ .)	(+ .)	(+ .)	. .	. .	. .
H	II	<i>Hypericum perforatum</i>	. .	. .	1 1	(+ .)	. .	+
		<i>Lotus corniculatus</i>	(+ .)	+	. .	. .	1 1	. .
		<i>Knautia arvensis</i>	+	1 2	. .	. .	+	. .
		<i>Leontodon hispidum</i>	(+ .)	+	. .	+	. .	. .
		<i>Cirsium acaule</i>	. .	(+ .)	(+ .)	. .	1 1	. .
		<i>Campanula rotundifolia</i>	+	(+ .)	(+ .)	. .	. .	. .
		<i>Origanum vulgare</i>	. .	. .	. .	(+ .)	2	1 2
M	I	<i>Hylocomium triquetrum</i>	2 2	1 2	. .	. .	1 2	. .
P	III	<i>Rubus fruticosus</i> agg.....	. .	. .	. .	. .	+	(+ .)
		<i>Corylus avellana</i>	. .	. .	(+ .)	(+ .)	. .	. .
Ch	II	<i>Hieracium Pilosella</i>	. .	. .	. .	(+ .)	(1 2)	. .
		<i>Teucrium Chamaedrys</i>	(1 1)	+	. .	. .	. .	. .
H		<i>Carlina vulgaris</i>	. .	. .	. .	(+ .)	+	. .
		<i>Brachypodium silvaticum</i>	. .	. .	. .	. .	2 2	3 2
M	I	<i>Hylocomium splendens</i>	2 3	. .	. .	. .	. .	1 3

Observés une fois : P *Viburnum Opulus* (1), *Prunus spinosa* (6), *Quercus pedunculata* (3), *Fagus silvatica* (3), *Robinia pseudo-acacia* (3); H *Tamus communis* (2), *Vicia sepium* (3), *Sanicula europaea* (1), *Fragaria vesca* (6), *Agrimonia Eupatoria* (6), *Centaurea Scabiosa* (6), *Brunella vulgaris* (5), *Clinopodium vulgare* (5), *Mercurialis perennis* (2), *Euphorbia Cyparissias* (5), *Avena pratensis* (2), *Festuca duriuscula* (2), *Trisetum flavescens* (6); Gt *Orchis ustulata* (5); Grh *Epipactis latifolia* (6), *Carex glauca* (2); T *Linum catharticum* (5).

TABLEAU 68. — Plantations de pins.

Variété sur sols acides.

1, 2 : forêt du Perche; 3, 4, 7, 8 : forêt de la Trappe; 5 : forêt de Bellême; 6 : forêt de Réno;
9 : forêt de Vibraye.
Basse-Normandie : 10 : forêt d'Ecouves, à la Ferrière-Béchet; 11 : forêt de Multonne, à Gandelain
(Orne).

			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
		Exposition :	NW	N	plat	N	plat	W	W	W	plat	plat	N
		Pente :	10°	10°	—	20°	—	15°	10°	10°	—	—	10°
		Substr. géologique:	M	c ₅	e _v	c ₅	M	c ₅	M	M	M	—	—
		Recouvrement (en 1 10) :											
		Strates IV-V :	10	9	10	10	10	9	10	10	9	9	10
		— III :	1	1	1	+	+	1	+	+	2	+	1
		— II :	9	9	9	10	7	6	4	9	6	10	10
		— I :	2	1	8	2	10	9	9	10	9	9	9
		Surface (en m ²) :	50	200	100	100	200	200	100	100	100	200	200
		CARACTÉRISTIQUES :											
P	IV-V	<i>Pinus silvestris</i>	5 3	4 5	5 5	5 5	5 5	3 4	3 4	3 4	3 4	3 4	2 4
	III	— — —	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1 2
	V	<i>Pinus maritima</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2 2
	III	— — —	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Nph	II	<i>Vaccinium Myrtillus</i>	3 4	4 4	4 4	5 5	2 4	.	1 3	.	.	4 3	2 3
		<i>Vaccinium Vitis-</i> <i>Idaea</i> .	2 4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Grh		<i>Goodyera repens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	2 3	.	.
		<i>Monotropa hypopitys</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
		COMPAGNES PRINCI- PALES :											
Grh	II	<i>Pteridium aquilinum</i>	1 1	1 2	1 2	1 3	2 4	1 3	.	4 4	.	1 1	2 2
P	V	<i>Quercus sessiliflora</i> ..	.	2 1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	IV	— — —	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+
	III	— — —	+	1 2	.	.	+	+	.	.	1 2	1 1	1 2
Nph	II	<i>Calluna vulgaris</i>	1 2	.	+	+	1 2	2 3	2 3	.	.	+	2 3
H		<i>Molinia caerulea</i>	.	1 2	1 1	+	1 2	.	.	1 2	3 4	+	.
M	I	<i>Stereodon cupressi-</i> <i>forme</i>	+	1 2	.	.	1 3	1 3	.	+	.	1 3	1 3
		<i>Dicranum scoparium</i> .	.	.	.	.	+	1 3	1 3	1 2	.	1 2	+
H	II	<i>Deschampsia flexuosa</i>	+	1 2	.	.	+	.	1 1	.	.	1 1	.
M	I	<i>Hylocomium splen-</i> <i>dens</i>	.	.	3 3	.	5 5	3 4	.	.	.	4 4	2 4
		<i>Scleropodium purum</i> .	1 3	1 3	1 3	.	.	.	.	3 3	4 4	.	.
P	IV	<i>Sorbus aucuparia</i> ...	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	III	— — —	.	1 1	1 1	.	.	.	.	+	+	.	.
	V	<i>Fagus sylvatica</i>	.	1 1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	III	— — —	+	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.
M	I	<i>Hypnum Schreberii</i> ..	.	.	.	1 3	.	.	4 4	2 3	.	.	2 3
P	III	<i>Rhamnus Frangula</i> ..	.	.	.	.	.	.	.	.	1 1	.	.
M	I	<i>Hylocomium trique-</i> <i>trum</i>	.	.	.	1 2	.	.	.	.	.	+	1 2
Pj	III	<i>Betula verrucosa</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.

Observés une fois : P (III) *Rubus fruticosus* agg. (8), (III) *Quercus pedunculata* (7), (III) *Castanea vulgaris* (6), (III) *Betula pubescens* (3), (III) *Ilex aquifolium* (2), (III) *Juniperus communis* (11); Nph (II) *Ulex europaeus* (11), *Erica cinerea* (6); H *Agrostis vulgaris* (1); M *Leucobryum laeue* (6), *Thuidium tamariscinum* (9), *Lophocolea bidentata* (4); L *Cladonia impexa* (8).

rarement *B. silvaticum*. Mais c'est la strate muscinale qui par sa continuité et son épaisseur joue parmi les strates du sous-bois le rôle écologique principal ; les grandes Hypnacées sociales, *Scleropodium purum* en particulier, y dominent.

2. PLANTATIONS SUR SOLS SILICEUX

Les plantations sur sols siliceux présentent dans leur stade optimum la végétation analysée au tableau 68.

1. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ.

Parmi les caractéristiques, *Goodyera repens* est moins répandu sur substratum acide que sur substratum calcaire ; nous n'avons pas rencontré *Monotropa hypophagos*, qui est remplacé par *Monotropa hypopitys* assez fréquent dans le *Quercetum occidentale* ; nous rangeons parmi les caractéristiques les deux *Vaccinium*, qui trouvent dans la pineraie leur maximum de vitalité. Les espèces compagnes sont des survivantes de la lande et des espèces transgressives de la chênaie acide du *Quercetum occidentale*.

2. STRATIFICATION ET FACIES.

La strate arbustive est toujours claire et le genévrier y est très rare. La strate herbacée-suffrutescente, souvent dense, forme des facies d'aspect très varié et presque purs par suite de la forte sociabilité des espèces :

1^o Le facies le plus répandu dans le Nord du Perche est celui à *Vaccinium Myrtillus*, qui forme dans la pineraie de vastes peuplements très prospères atteignant 80 cm. dans les anciennes plantations ; sous cette strate sous-arbustive dense, la végétation muscinale devient discontinue ; la végétation herbacée est représentée par les hampes de fougère-aigle dépassant la myrtille et des touffes éparses de *Deschampsia flexuosa* et *Molinia* (voir phot. 1, pl. XXIV). C'est dans ce facies que nous avons observé le *Vaccinium Vitis-Idaea* en plages larges et basses. Les *Vaccinium* donnent aux pineraies du Nord du Perche un aspect montagnard accentué, alors que ceux-ci manquent dans le Sud, comme le montre la carte fig. 19 pour *V. Myrtillus*.

2^o Un facies à *Calluna vulgaris*, jamais dense, s'observe dans les anciennes plantations éclaircies, accompagné d'une strate muscinale prospère.

3^e Les facies herbacés sont dominés par *Pteridium aquilinum* ou par *Molinia caerulea*, ce dernier surtout dans les plantations jeunes plus ombragées.

La strate muscinale est souvent dense et plus variée que dans la pineraie calcaire ; on y observe des facies à *Hypnum Schreberii*, *H. Splendens* et *H. purum*.



Fig. 19 — Répartition de *Vaccinium Myrtillus* dans le Perche (les traits pleins limitent les principaux massifs boisés).

B. SYNÉCOLOGIE DES PLANTATIONS DE PINS

1. CARACTÈRES MICROCLIMATIQUES

1. LUMINOSITÉ.

Alors que la strate supérieure des pins sylvestres est exposée à un éclaircissement maximum, les strates inférieures subissent une diminution notable de cet éclaircissement.

a) *Influence de l'âge et de l'état de la plantation* : l'intensité lumineuse est constante toute l'année, mais varie avec l'âge de la

plantation. Les plantations jeunes, ayant des rameaux vivants jusqu'au voisinage du sol et des aiguilles persistant au moins 3 à 4 ans, réduisent notablement la luminosité. Dès que les pins ont une dizaine d'années, leurs rameaux inférieurs meurent et les aiguilles des rameaux supérieurs ne persistent plus que 2 à 3 ans ; de plus la plantation est éclaircie au fur et à mesure de son vieillissement ; il en résulte une augmentation de l'intensité lumineuse sous la strate supérieure, comme le font ressortir les résultats suivants :

TABLEAU 69. — *Luminosité relative dans des plantations de pins d'âges divers.*

LOCALITÉS	DATE	HEURE	AGE	ÉCARTS MOYENS	LUMINOSITÉ
1. Moul't (Calvados)	4 X 36	15	10 ans	1 m.	30 %
2. Forêt de Bellême (r. 5)	13 IV 35	13	18	1 m. 50	42 %
3. La Trappe (rel. 3, t. 68)	27 VII 36	12. 40	32	2 m.	48 %
4. idem		12. 45	45	3 m. 50	66 %
5. idem (rel. 7, t. 68)	25 VII 36	11. 30	52	4 m.	63 %

D'après nos mesures, l'intensité lumineuse augmente de 50% environ entre 10 et 50 ans. Ces mêmes mesures montrent une réduction de la luminosité un peu supérieure à celle des sous-bois d'essences à feuilles caduques en période de repos hivernal, mais sensiblement supérieure à celle de ces derniers en période d'assimilation.

b) *Influence des strates inférieures* : les strates inférieures de végétation diminuent à leur tour la luminosité : ainsi nous avons noté sous un peuplement de *Vaccinium* un éclaircissement passant de 66% à 24%, subissant donc une réduction de $\frac{2}{3}$; sous un peuplement serré de *Pteridium* un éclaircissement passant de 64% à 12% subissant une réduction de plus de $\frac{4}{5}$. La raréfaction des Muscinées sous ces derniers peut être imputée à cet abaissement de la luminosité.

c) *Influence sur la végétation* : comme tout facteur approchant de son minimum, la réduction de luminosité joue un rôle essentiel dans la modification du tapis végétal sous les plantations de pins.

1° *Pineraies sur sol calcaire* : dans les premières années de la plantation, les pins laissent entre eux des vides où la végétation de

la pelouse xérophile calcaire se maintient. Dès que le sol est entièrement couvert, la forte réduction de l'éclairement produit une sélection sévère : seules subsistent les espèces dont le minimum relatif de lumière nécessaire est inférieur à 30 %, mais elles subissent des modifications : 1° leur densité diminue généralement, une sélection individuelle s'opérant à l'intérieur d'une même espèce ; 2° elles prennent une partie des caractères morphologiques des plantes d'ombre ; 3° leur fonction reproductrice est très amoindrie ou annihilée (les espèces stériles de la strate herbacée sont indiquées entre parenthèses dans les relevés de nos tableaux).

Parallèlement à cette sélection des espèces héliophiles, les sciophiles apparaissent, en particulier des caractéristiques du *Querceto-Carpinetum* et les Muscinées ubiquistes des associations silvatiques. Il faut remarquer que, dans les associations à feuilles caduques, toutes ces espèces assimilent pendant la phase d'ombre, où l'intensité lumineuse peut être beaucoup plus réduite que sous la pineraie, alors que les espèces prévernales et vernaies, n'assimilant que pendant la phase de lumière, sont absentes de la pineraie par suite d'une réduction trop grande de la luminosité.

2° *Pineraies sur sol siliceux* : la végétation de la lande ou de la pelouse sableuse se maintient d'abord entre les jeunes plants, puis se raréfie à leur ombre. Les *Ulex*, *Genista* et beaucoup de Graminées disparaissent ; par contre, *Deschampsia flexuosa*, *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea* et *tetralix*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea* se maintiennent, ces deux derniers étant encore loin de leur minimum lumineux et prenant même de l'extension. Mais c'est surtout le *Vaccinium Myrtillus* qui prend une extension remarquable, son optimum vis-à-vis du facteur de lumière étant atteint sous nos climats dans la pineraie adulte, sous un éclairement de 50 à 65 %, où il fructifie abondamment.

2. TEMPÉRATURE DU SOL.

Sous l'influence de la diminution de l'intensité des radiations solaires, et de l'humidité du sol plus grande et plus constante, le substratum des pineraies subit une forte atténuation de ses variations thermiques, surtout lorsque la strate muscinale est épaisse. Ces variations allant en s'atténuant avec la profondeur, la température est plus élevée de jour en surface et plus basse de nuit et en période froide, comme le montrent les mesures du tableau 70.

TABLEAU 70. — *Température du sol et de l'air des pineraies.*

	rel. 1, t. 68 27-III-34 16.15	rel. 5, t. 68 13-IV-35 9.00	rel. 5, t. 68 13-IV-35 13.15	rel. 2, t. 68 3-I-36 10.30
150 cm	10°,1	6, 8	11, 4	12, 4
5 cm	10, 0	6, 7	10, 4	12, 4
— 5 cm (1)	9, 0	. .	. .	8, 2
— 7 cm, 5	8, 8	7, 8	10, 8	. .
— 13 cm	8, 4	8, 0	9, 4	7, 8
— 17 cm	. .	7, 2	7, 0	. .

(1) A partir de la surface de la strate de Mousses vivantes.

3. TEMPÉRATURE DE L'AIR.

Par suite des faibles variations thermiques du sol, l'air à son voisinage subit des variations de température inverses de celles de l'air dans les associations découvertes discontinues ; sa température diurne va en effet s'abaissant vers le sol, comme le montre le tableau 71.

TABLEAU 71. — *Variations diurnes de la température de l'air dans la pineraie.*

27-VII-36	9 h.15	10.15	11.15	13.15	14.45	16.00	18.00
découvert : 150 cm.	17°8	18,1	20,6	21,5	23,1	21,3	19,7
couvert : 150 cm.	17,3	17,1	18,7	19,4	19,0	17,8	19,4
id. : 5 cm.	16,8	16,7	17,8	18,4	18,0	18,2	17,4

Par comparaison avec les groupements découverts, la température diurne sous la pineraie est généralement moins élevée par suite de l'atténuation de la radiation solaire. De nombreuses mesures faites en toute saison à 150 cm. nous ont donné une moyenne de 1°,04 moins élevée qu'en découvert, avec des écarts variant de 1°,8, en plus à 4°,9 en moins. Les différences thermiques au voisinage du sol sont encore plus accentuées comme le montre la comparaison du tableau 71 ci-dessus avec le graphique fig. 15 établi le même jour dans une lande voisine, où la température a atteint plus de 11° de plus au niveau du sol.

La température nocturne est au contraire plus élevée dans la pineraie que dans les groupements découverts, comme le montrent les exemples suivants :

	28-III-34	29-III-34
Pelouse discontinue du <i>Festucetum duriusculae</i> (5 cm.).	0°0	— 1,3
Plantation à végétation herbacée discontinue (5 cm.).	1,2	0,7

4. HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE.

a) *Déficit de saturation* : comme pour la température, on note dans la pineraie une stratification diurne du déficit de saturation inverse de celle des groupements découverts discontinus, et d'autant plus faible au voisinage du sol que la végétation est plus dense, comme le montrent les moyennes ci-dessous provenant de nombreuses mesures et exprimées en pourcentage du déficit en station découverte :

Stations découvertes au voisinage des plantations, 150 cm.....	100
Plantations au stade optimum de développement, 150 cm.....	85,5
Plantations au stade optimum de développement, 5 cm. :	
a) strate herbacée-suffrutescente très claire.....	63
b) strate suffrutescente dense (facies à <i>Vaccinium</i>).....	44

Ces mesures montrent en outre un déficit de saturation moindre dans la pineraie qu'à l'extérieur. Les différences dans le déficit de saturation relatif entre les diverses pineraies proviennent surtout de leur âge, le déficit augmentant avec celui-ci par suite de l'éclaircissement des pins.

Un exemple de la marche diurne du déficit de saturation est donné par le graphique fig. 15 pour une pineraie ancienne à *Vaccinium* et une lande à *Calluna* au voisinage du sol, alors que le tableau ci-dessous donne les variations prises dans les mêmes stations aux mêmes heures, mais à 1 m. 50 du sol :

TABLEAU 72. — Variations diurnes du déficit de saturation dans la pineraie et dans la lande.

27.VII.36	9 h. 15	10 h. 50	11 h. 45	13 h. 15	1 h. 45	16 h. 00	18 h. 00
Lande à <i>Calluna</i> 150 cm.	4,13	4,45	7,20	8,76	9,43	7,54	5,40
Pineraie, 150 cm.	4,02	4,30	6,36	7,18	7,93	8,39	5,51

fications microclimatiques que les plantations de pins jouent un rôle dans le boisement. Leur microclimat est celui des groupements silvatiques, mais il y prend une place à part par la continuité de la période d'assimilation du pin qui provoque pour les strates inférieures des conditions écologiques uniformes.

2. CARACTÈRES ÉDAPHIQUES

1. PLANTATIONS SUR SOLS CALCAIRES.

a) *Profil minéral physico-chimique* : le substratum minéral est celui du *Festucetum duriusculae* préexistant à la plantation. C'est un sol embryonnaire azonal épais de 10 à 25 cm. dans les plantations que nous avons observées ; il est grossier et va s'enrichissant en pierres avec la profondeur. Sa teneur en calcaire est considérable et augmente avec la profondeur, comme le montre le tableau 73. Ce même tableau indique un pH nettement alcalin et uniforme dû au calcaire en excès.

TABLEAU 73. — Teneur en calcaire et en humus et réaction du sol des pineraies sur calcaire.

LOCALITÉS	HOR ⁿ	PROF ^r	CARBONATES	PERTE PAR CALCINATION	pH
Bazoches-sur-Hoësne :	A ₀	1 cm	. .	. .	6, 2
	A ₀	4	. .	. .	6, 4
	A ₁	5	28, 4 %	15, 8 %	7, 5
	A ₂	10	45, 7	4, 9	7, 5
	A ₂	13	49, 2	2, 4	. .
Le Guillé, rel. 2.	A ₀	1 cm	. .	. .	6, 1
	A ₁	5	48, 2	. .	7, 4
	A ₂	20	65, 9	. .	7, 5
Moult, rel. 6.	A ₀	1 cm	. .	. .	6, 3
	A ₀	2	. .	. .	6, 4
	A ₁	3	33, 5	13, 0	7, 8
	A ₂	18	56, 3	2, 2	7, 8

b) *Profil organique* : sur le substratum minéral se dépose la litière du pin qui se mélange légèrement à la surface de celui-ci, comme l'indiquent les mesures de perte par calcination du tableau 73. Cette litière est abondante et toujours en quantité supérieure à

celle que forment les essences feuillues. Sous les pineraies des sols calcaires, la litière ne dépasse pas 4 cm. d'épaisseur : elle est constituée à sa base d'aiguilles et de fragments d'écorce humifiés, puis au-dessus par un mélange d'aiguilles et de mousses de moins en moins décomposées, jusqu'à la strate de mousses vivantes qui atteint 10 cm. d'épaisseur. Son humification est très lente par comparaison avec celle des litières d'essences feuillues ; les résultats obtenus par NEMEC (1926) en utilisant l'action de l'eau oxygénée selon le procédé de ROBINSON montrent une humification de 22 à 35% seulement des matières organiques ; il en résulte une grande pauvreté en azote nitrique. Cette humification est provoquée surtout par de nombreux myceliums de champignons qui donnent à la litière en décomposition un aspect blanchâtre.

La litière fraîche de pin sylvestre, riche en substances-tamppons acides et pauvre en substances basiques (HESSELMANN, 1926), a une acidité variant de 4,1 à 5,0 d'après nos mesures. Cette acidité est fortement diminuée dans la strate en voie d'humification, sans doute par suite des échanges ioniques qui se produisent entre celle-ci et le substratum alcalin. Un hiatus accentué s'observe cependant dans la réaction à la limite des strates organique et minérale, comme le montrent les profils d'acidité du tableau 73.

c) *Teneur en eau* : la triple protection de la strate arborescente, de la strate muscinale et de la couche organique a une action régulatrice dans la teneur en eau du sol minéral ; celui-ci conserve un pourcentage d'eau parfois très supérieur à celui des pelouses voisines, comme l'indiquent les résultats suivants :

à 1 cm. (couche organique non comprise) : 37,6 à 86,2% ;

à 10 cm. (*idem*) : 12,5 à 28,3%.

En résumé, les modifications édaphiques les plus importantes provoquées par les plantations de pins sur les pelouses calcaires sont :

1^o la constitution d'une couverture organique acide ; 2^o le maintien dans le sol minéral d'une humidité constante et plus élevée.

d) *Influence des caractères édaphiques sur la végétation* : la végétation des pelouses qui a survécu aux modifications microclimatiques a ses organes souterrains dans le même milieu physico-chimique ; seule est plus grande la quantité d'eau mise à sa disposition. Comme d'autre part la transpiration est sensiblement diminuée, le milieu est plus mésophile et la xéromorphie de la végétation s'atténue

considérablement ; il serait intéressant de rechercher dans quelle mesure son comportement physiologique se rapproche de celui des vraies mésophytes.

Une partie de la végétation introduite par la plantation s'enracine également dans le sol minéral ; elle est constituée d'espèces mésophiles, en particulier le hêtre et le frêne dans la strate arbustive ; LAURENT (1921) a même signalé l'apparition dans les plantations de la Champagne de la bourdaine et de l'aulne, ce dernier de préférences nettement hygrophiles. Cette végétation enracinée dans le sol minéral est en majorité calcicole et neutro-basiphile, particulièrement les espèces silvatiques qui sont la plupart caractéristiques du *Querceto-Carpinetum* subneutrophile (*Mercurialis perennis*, *Brachypodium silvaticum*).

Enfin, une végétation nouvelle colonise la couche organique constituée par les pins. Elle présente une spécialisation dans le mode de nutrition en rapport avec la richesse fongique du substratum : c'est une végétation à mycorhizes. Outre *Goodyera* et *Cephalanthera pallens*, caractéristiques, on y trouve abondamment *Epipactis latifolia* et plus rarement *Listera ovata*, *Platanthera montana*, *Orchis purpurea*, *O. ustulata*, *O. pyramidalis*, *O. maculata*, *O. mascula*, *O. morio*, *Ophrys aranifera*, *O. muscifera*, *Neottia nidus-avis* ; LAURENT (1921) y signale en outre les *Cephalanthera rubra* et *grandiflora*. Le pin lui-même est une espèce à mycorhizes. Une spécialisation plus étroite dans la symbiose est réalisée par les plantes saprophytes sans chlorophylle, à nutrition hétérotrophique ; telles sont sous les pineraies les *Monotropa* et *Neottia*. Étudier l'écologie de ces phanérogames symbiotiques, c'est étudier surtout celle du champignon qui leur est devenue indispensable. Une humidité constante leur est parfois nécessaire ; ainsi les *Goodyera* (BUGNON, 1917) et *Monotropa* disparaissent après les coupes qui provoquent un dessèchement du sol. L'acidité a aussi sur elles une grande influence, comme nous le verrons plus loin. Par contre l'origine de la couche organique est de moindre importance ; *Cephalanthera pallens* et *Epipactis latifolia* croissent sous d'autres résineux et ont même leur station habituelle sous des feuillus, mais dans les régions déboisées, les pineraies leur offrent un refuge ; *Monotropa hypophagos* croît en Normandie sur l'humus du hêtre, de *Picea excelsa*, de *Pseudotsuga Douglasii* (LETACQ, 1923) ; *Goodyera repens* lui-même a été signalé dès 1895 par

DANGUY et MAGNIN sous diverses essences feuillues dans le Jura, et nous l'avons observé en forêt de Fontainebleau sous *Picea excelsa* et *Quercus sessiliflora*.

Quel est le comportement du pin sylvestre lui-même sous ces conditions édaphiques ? La proximité du sous-sol rocheux nuit mécaniquement au développement de son appareil radical. L'alcalinité du sol lui est défavorable et sa croissance est plus lente qu'en milieu acide ; J. LAURENT pense que cette faible vitalité est due au manque d'humus dans le sol amenant l'absence des mycorhizes ; nous pensons que cette absence des mycorhizes est due en réalité à l'alcalinité du milieu. Le pin maritime est encore plus sensible à la présence du calcaire et à l'alcalinité. Le pin d'Autriche au contraire, prospérant très bien sur sols alcalins, est à recommander sur les terrains calcaires du Perche ; il a d'ailleurs été introduit avec succès dans les campagnes calcaires bas-normandes.

2. PLANTATIONS SUR SOLS SILICEUX.

a) *Profil minéral physico-chimique* : ces plantations sont établies sur des sols de landes ou de groupements silvatiques. Le profil suivant donne un exemple de plantation effectuée sur une lande à *Calluna* :

Forêt de Bellême, plantation de 18 ans (rel. 5) sur sables à silex : *Hylocomium splendens* vivant haut de 6 à 8 cm.

A₀ (4-8 cm.) : strate organique brune, spongieuse au sommet où elle est formée de mousses et de litière de pin, compacte à la base.

A₁ (1 cm.) : sable blanchi fortement mélangé et enrobé d'humus brun.

A₂ (15 cm.) : sable blanchi, légèrement teinté par de l'humus.

B₁ (8 cm.) : horizon de sable aggloméré, brun chocolat, passant graduellement aux horizons adjacents.

B₂ (25 cm.) : sable jaune d'ocre uni, friable ; grosses racines rares.

La modification morphologique des profils de lande sous l'influence des plantations de pins consiste en une accumulation de litière en surface, en un apport d'humus dans les horizons éluviaux décolorés dû sans doute aux nombreuses racines finement ramifiées du pin, et en une délimitation moins nette de l'alias humique B₁.

Les caractères physicochimiques des horizons successifs sont ceux des sols de lande que nous avons étudiés, en particulier la forte acidité des horizons minéraux allant en diminuant avec la profondeur, comme le montre le tableau 74.

b) *Profil organique* :

La localité 1 du tableau 74 montre que la surface de l'alias B₁

TABLEAU 74. — Teneur en humus et réaction des sols de la pineraie siliceuse.

	HORIZON	PROFONDEUR	HUMUS	pH
1. Rel. 5 du tabl. 68 : (v. profil).	A ₀	4 cm	68,4 %	2,8
	A ₂	18	3,5	3,7
	B ₁	25	8,4	3,8
	B ₂	35	3,6	4,3
2. Rel. 2 :	A ₀	2 cm	90,0	3,7
	A ₀	15	58,0	2,8
	A ₁	25	16,3	3,3
3. Chartrage p. Mortagne :	A ₀	3 cm	72,6	. .
	A ₁	5	14,0	. .
	A ₂	20	1,5	. .
4. Rel. 3 :	A ₀	10 cm	96,3	3,0
	A ₁	20	19,2	3,9
	A ₂	30	4,4	4,5

est sensiblement enrichie en humus, ce dépôt paraissant contemporain de la lande préexistante.

La couche organique est beaucoup plus acide que celle des plantations sur calcaire, comme le montrent nos mesures de 2,8 à 3,8; c'est dans ce groupement que nous avons observé la plus forte acidité; des acidités identiques n'ont été observées à notre connaissance que par HATTICK (in des ABBAYES, 1935) dans une tourbe à *Cladonia*. Cette grande différence avec les plantations sur calcaire semble due surtout à la grande déficience des sols de lande en ions alcalins qui ne peuvent saturer les acides humiques. En outre, certaines espèces de la strate herbacée-suffrutescente ont une litière très acide : 5,0 pour la callune, jusqu'à 4,0 pour la myrtille; HESSELMANN (1926) en Suède a même signalé une acidité de 3,7 pour la litière de *Vaccinium Vitis-Idaea*; cette acidité ne peut qu'accentuer celle du sol sous-jacent.

Des modifications physiques de la couverture organique sont provoquées par la myrtille : la grande abondance des racines de cette espèce amène un épaissement rapide de la couche organique qui prend un aspect brunâtre, inconsistant et léger, dans lequel on reconnaît les débris d'aiguilles, d'écorces et de racines non décomposés; cette « tourbe sèche » atteint dans les plantations de plus de 50 ans une épaisseur de 25 cm.

c) *Teneur en eau* : les résultats suivants, obtenus d'après des mesures effectuées en toute saison dans diverses localités, montrent une répartition verticale de l'eau très comparable à celle du sol de lande nue, mais avec une teneur sensiblement plus élevée, par suite du rôle protecteur de la végétation :

A ₀	: de 54,5 à 383 %
A ₁	: de 25,8 à 132,5 %
A ₂	: de 4,3 à 35,2 %

On voit que la teneur en eau de la couverture organique est très importante et peut devenir identique à celle de la tourbe d'une tourbière vivante ; la « tourbe sèche » à *Vaccinium* en particulier, très avide d'eau, renferme de 290 à 380 % de son poids sec d'eau en période pluvieuse. Le contenu en eau des horizons minéraux est plus variable que dans les plantations sur calcaire, mais de même ordre, et beaucoup plus faible que dans la couche organique.

d) *Influence des facteurs édaphiques sur la végétation* : au point de vue édaphique, la végétation ne trouve de différences sensibles que dans l'humidité plus grande du sol, cette humidité ne paraissant pas entraver son développement. Par contre la pineraie siliceuse diffère beaucoup de la pineraie calcaire par l'acidité très accentuée de tout le profil, l'absence de calcaire et le lessivage des zéolithes d'échange des horizons minéraux éluviaux ; aussi le milieu édaphique exerce-t-il une plus forte sélection sur la végétation. Ainsi *Goodyera repens* y est plus rare ; *Monotropa hypophagos*, qui semble y manquer, est remplacé par l'espèce voisine *M. hypopitys* que nous n'avons pas par contre observée sur sol calcaire ; peut-être l'influence de l'acidité s'exerce-t-elle surtout sur le champignon symbiotique. *Vaccinium Myrtillus* trouve sous la pineraie acide des conditions édaphiques particulièrement favorables : c'est une espèce à mycorhizes à laquelle la présence d'humus brut acide est nécessaire ; son amplitude vis-à-vis de la réaction du sol, telle que nous l'avons établie dans le Perche, est de 2,8 à 4,5. Le pin lui-même trouve sur les sols humiques acides un milieu plus favorable que sur les sols calcaires, par suite de la possibilité pour ses mycorhizes de s'y développer.

3. FORMES BIOLOGIQUES

1. SPECTRE BIOLOGIQUE.

a) *Plantations sur sol calcaire* : par rapport au spectre du *Festucetum duriusculae*, celui des strates inférieures des plantations établies sur leur emplacement est le suivant :

<i>Festucetum</i> :			<i>Pineraie calcaire</i> :		
Ch.....	10 esp.,	soit 17,9 %	3 esp.,	soit 8,5 %	
H.....	32 esp.,	57,1	24 esp.,	68,5	
G.....	8 esp.,	14,2	7 esp.,	20,0	
T.....	6 esp.,	10,8	1 esp.,	2,9	

Les Chamaephytes, espèces thermophiles, se raréfient notablement. Les Hémicryptophytes voient leur proportion augmenter légèrement, en rapport avec une plus grande mésophilie du milieu. Les Géophytes se maintiennent et voient s'élever leur pourcentage ; ce sont surtout des Orchidées qui trouvent, comme nous l'avons vu, un milieu favorable dans la strate organique. Au contraire, les Thérophytes disparaissent presque entièrement (une seule espèce très rare) : l'absence de conditions microclimatiques extrêmes favorables à la maturation, et l'interposition mécanique de la litière et des Mousses à la germination des graines en sont la cause. Les Muscinées, sous l'influence d'une humidité constamment plus élevée, prennent un fort développement et constituent une synusie close de grande importance dans la formation d'humus et le maintien de l'humidité du sol.

b) *Plantations sur sol siliceux* : une modification parallèle du spectre biologique est provoquée par la plantation :

<i>Calluneto-Ericetum cinereae</i> :			<i>Pineraie siliceuse</i> :		
Nph....	7 esp.,	soit 20,6 %	4 esp.,	soit 22,3 %	
Ch.....	3 esp.,	8,8	2 esp.,	11,0	
H.....	22 esp.,	64,8	9 esp.,	50,0	
G.....	1 esp.,	2,9	3 esp.,	16,7	
T.....	1 esp.,	2,9	0 esp.		

Comme dans les landes, les Nanophanérophytes ont le plus souvent la dominance ; mais aux formes de landes à feuilles leptophylles linéaires s'ajoutent des formes à feuilles plus larges, nanophylles et caduques (*Vaccinium*), indiquant un acheminement vers des conditions plus mésophiles. Les Hémicryptophytes cespitueuses, *Molinia* et *Deschampsia*, sont plus abondantes que dans les landes. Les géophytes s'enrichissent de deux unités et l'une d'entre

elles, *Pteridium aquilinum*, peut former des peuplements denses ; toutefois elles restent beaucoup plus rares que dans la pineraie calcaire qui renferme des Géophytes à cycle évolutif court ne pouvant emmagasiner rapidement dans le sol très pauvre de la pineraie acide les matières de réserve qui leur sont nécessaires. Par suite de la mésophilie plus grande du microclimat, les Muscinées sont beaucoup plus développées que dans la lande.

2. PÉRIODICITÉ.

L'absence de période de repos ou « phase de lumière » chez le pin élimine les espèces à assimilation vernale héliophiles des associations d'arbres à feuilles caduques. La plupart des espèces des strates inférieures de la pineraie sont à assimilation continue.

C'est la même cause qui favorise la reproduction des espèces à floraison tardive ; les thérophytes précoces, demandant pour fructifier chaleur et sécheresse, sont éliminées.

4. FACTEURS ANTHROPOZOIQUES

L'homme, créateur du groupement, peut aussi en être l'agent destructeur par la coupe ou l'incendie.

1. INFLUENCE DES COUPES.

a) *Plantations sur calcaire* : toutes les plantations sur calcaire dans le Perche sont destinées à l'exploitation au bout de 25 à 30 ans. Le milieu est alors profondément modifié : le microclimat redevient excessif, la litière se dessèche et se détruit en même temps que la nitrification devient intense. Les conséquences pour la végétation sont :

1^o la disparition de la strate muscinale soumise à une transpiration excessive, ainsi que de la végétation saprophytique ;

2^o l'exubérance de la végétation résiduelle des anciennes pelouses qui reconquiert le terrain, *Brachypodium pinnatum* en particulier ;

3^o l'apparition d'espèces rudérales nitratophiles, qui prennent de grandes dimensions, *Sonchus oleraceus*, *Verbascum Thapsus*, *Lactuca virosa*, etc.

Au bout de quelques années, si les arbustes du sous-bois sont abondants et n'ont pas été détruits, ils constituent un véritable fourré où *Juniperus communis* est localement abondant, sinon la pelouse

se reconstitue sous une forme appauvrie. Cette évolution de la végétation après défrichement est très comparable à celle que LAURENT a décrite en Champagne crayeuse (1921).

b) *Plantations sur sol siliceux* : les coupes à blanc des plantations sur sol siliceux sont peu pratiquées. Les quelques observations que nous en avons faites montrent une évolution de la végétation identique à celle des chênaies sur sol d'humus brut que nous étudions plus loin.

2. INFLUENCE DES INCENDIES.

Le feu se propage fréquemment dans les plantations de pins ; le sous-bois et la litière sont alors détruits et la lande à *Calluna* se reconstitue selon les processus déjà décrits à propos des incendies de lande, avec cependant quelques différences. Les espèces de lande étant effacées dans la pineraie au profit d'espèces à tendance sciophile, *Pteridium*, *Vaccinium* et *Deschampsia flexuosa* en particulier, ces espèces peuvent subsister dans la plantation incendiée et y former des peuplements plus ou moins denses : la myrtille, repoussant de la base, ne forme que des tiges rabougries qui sont vouées à disparaître sous l'influence du microclimat trop excessif ; la *Deschampsie* constitue des peuplements à l'abri desquels les sous-arbrisseaux de la lande se multiplient ; les peuplements serrés de *Pteridium* sont moins fréquents, mais aussi plus stables.

C. ÉVOLUTION DES PLANTATIONS DE PINS

L'évolution de la végétation des pineraies est la conséquence des modifications écologiques que nous avons étudiées. On peut y distinguer plusieurs phases.

1^o *Phase destructrice* : se terminant lorsque les pins ont couvert toute la surface, elle est d'autant plus rapide que la plantation est plus serrée, le facteur dont les variations sont primordiales dans cette phase est la réduction de la luminosité.

2^o *Phase juvénile* : au bout de quelques années, l'accumulation de la litière commence, amenant l'établissement des conditions édaphiques que nous avons étudiées, pendant que la luminosité augmente légèrement ; le tapis muscinal se constitue peu à peu.

3^o *Phase optimale* : au bout de 12 à 15 ans, la végétation a

atteint une certaine stabilité : les *Goodyera* et *Monotropa* sont souvent déjà apparus, bien que certains auteurs aient prétendu que le premier n'apparaissait qu'au bout de « plusieurs dizaines d'années » ; dans les plantations siliceuses, la myrtille est apparue sous forme de touffes de quelques mètres carrés (rel. 5, t. 68) qui formeront rapidement des peuplements étendus (voir phot. 1, pl. 8). Le peuplement de pins silvestres passe de l'état de bas perchis à celui de haut perchis ; il est à son maximum de croissance et doit être éclairci périodiquement.

4° *Phase sénile* : à partir de 50 à 60 ans un massif de pins silvestres a presque terminé sa croissance ; les cimes s'arrondissent et s'éclaircissent ; il est presque toujours doublé, dans le Perche, d'un sous-étage d'essences feuillues si l'on a eu soin de les conserver, parmi lesquelles les jeunes plants de pins sont rares, car le pin silvestre en massif ne donne de semences viables qu'au bout d'une cinquantaine d'années ; ce sont les morts-bois qui dominent dans la strate arbustive des plantations sur calcaire, tandis que dans celles sur sol siliceux ce sont dans l'ordre décroissant le chêne sessile, le hêtre et les deux bouleaux. Ce sous-étage parvient le plus souvent à former une strate presque continue, diminuant notablement l'intensité lumineuse et modifiant la litière, rapprochant ainsi le milieu de celui des associations d'arbres à feuilles caduques. Dans ces conditions, les caractéristiques de ces associations apparaissent alors que la végétation résiduelle de la lande et caractéristique de la pineraie s'efface. Les deux relevés suivants donnent des exemples de cette phase terminale :

1. Forêt de Réno, massif de 60 ans sur e_v, à sous-étage dépassant 8 m. de haut :

- Str. V (couv. 10/10) : *Pinus silvestris* 3.2, *Quercus sessiliflora* 1.2.
 Str. IV (2/10) : *Quercus sessiliflora* 1.2, *Fagus silvatica* +.
 Str. III (4/10) : *Quercus sessiliflora* 2.2, *Rubus fruticosus* agg. 1.1, *Rhamnus Frangula* +, *Castanea vulgaris* +, *Fagus silvatica* +.
 Str. II (2/10) : *Deschampsia flexuosa* 2.2, *Pteridium aquilinum* (1.2), *Quercus sessiliflora* (pousses) (1.2), *Hedera Helix* (1.1), *Solidago Virga-aurea* 1.1, *Hypericum pulchrum* +, *Monotropa hypopitys* +, *Potentilla erecta* +, *Molinia caerulea* +, *Erica cinerea* 2.2.
 Str. I (10/10) : *Hylocomium splendens* 4.4, *Scleropodium purum* 1.3, *Hylocomium triquetrum* 1.2.

2. Bois de Montlandon, massif de 65 ans, sur M ; NW, 15° :

- Str. V (8/10) : *Pinus silvestris* 2.2, *Quercus sessiliflora* 1.1.
 Str. IV (1/10) : *Fagus silvatica* +, *Quercus sessiliflora* +, *Betula pubescens* +.

- Str. III (7/10) : *Quercus sessiliflora* 2.2, *Rubus fruticosus* agg. 2.2, *Lonicera Periclymenum* 2.1, *Crataegus monogyna* 1.2, *Betula pubescens* 1.2, *Rhamnus Frangula* 1.1, *Ilex aquifolium* 1.1, *Cerasus avium* +, *Sorbus aucuparia* +, *Mespilus germanica* +, *Populus Tremula* +.
- Str. II (7/10) : *Deschampsia flexuosa* 3.2, *Pteridium aquilinum* (2.2), *Molinia caerulea* 1.2, *Hedera Helix* (1.1), *Solidago Virga-aurea* 1.1, *Teucrium Scordonia* 1.1, *Goodyera repens* +, *Luzula multiflora* +, *L. Forsterii* +.
- Str. I (8/10) : *Scleropodium purum* 3.4, *Hylocomium splendens* 2.3, *H. triquetum* +, *Thuidium tamariscinum* +.

La forêt d'essences feuillues étant régénérée, les derniers pins peuvent être abattus. Ainsi, l'association de la pineraie, introduite par l'homme, ne peut être maintenue que sous son contrôle ; son évolution naturelle, après une phase stable qui peut être de durée très variable, la conduit à sa destruction par la recolonisation des essences indigènes. Cette évolution est semblable à celle qui a été esquissée par ALLORGE et GAUME sur les sols siliceux de Sologne (1931).

Dans certains territoires, sur sols particulièrement arides, comme aux environs de la Flèche et en forêt de Bercé, dans le Maine, la régénération de la chênaie est très lente et la pineraie constitue un stade stable et permanent de l'évolution de la végétation dû à des conditions édaphiques : c'est un *climax édaphique*, ou « *paraclimax* ». Aussi est-il superflu de démontrer l'incohérence de cette conclusion de P. GEORGES (1936) qui admet qu'« il existe, en forêt de Bercé, deux associations climatiques finales : l'association de résineux sur les sols maigres des sables à Sabalites et des poudingues ; l'association de feuillus sur les sols argileux ».

CHAPITRE VIII

LES ASSOCIATIONS SILVATIQUES MÉSOPHILES

Le Perche est dans sa plus grande partie un territoire de « vocation » forestière. Il semble qu'il constituait originellement une forêt entrecoupée de clairières, la « *sylva pertica* », comme le montrent les recherches de A. MAURY (1865) sur la Gaule et de ROMANET (1890-1902) sur le Perche en particulier. Les déboisements furent accélérés sous l'influence des monastères qui furent nombreux dans le Perche, puis par les forges qui traitaient le minerai de fer sidoréolithique de l'argile à silex (1). Ainsi, défrichements et déforestations réduisirent et dégradèrent les massifs boisés, dont certains même disparurent : la forêt de Hallais, indiquée encore à la fin du *xvi^e* siècle sur la carte de JANSON, au sud de celle de Bellesme, est aujourd'hui totalement disparue. Les massifs de quelque importance sont localisés de nos jours sur les plateaux d'argile à silex comme le montre la carte fig.20 ; ils forment en particulier un rideau à peine discontinu sur la bordure Nord et Nord-Est du plateau d'argile à silex limitant le Perche. Dans le centre, l'Ouest et le Sud, où les buttes-témoins sont plus rares, le déboisement est plus avancé. Hors de notre territoire, mais non loin de ses limites, existent les forêts de Bonnetable au Sud-Ouest, de Perseigne et de Bourse à l'Ouest, de Moulins, de Bonsmoulins et de Laigle au Nord, de sorte que le Perche prend presque l'aspect d'une vaste clairière au milieu d'une forêt.

Le tableau suivant donne la superficie, en même temps que la

(1) La forge de Vibraye, qui fonctionnait encore en 1866, s'approvisionnait dans la forêt de ce nom et demandait environ 390 kg. de charbon de bois pour extraire 100 kg. de fer (M. HÉDIN, 1913).

proportion des essences et des modes d'exploitation, des principaux massifs boisés percherons (1).

TABLEAU 74 bis. — *Superficie, aménagement et essences des forêts du Perche.*

	SUPERFICIE (en ha.)	PROP. DES ESSENCES (°/o)				AMÉNAGEMENT :	
		CHÊNE	HÊTRE	DIVERS	RÉSI- NEUX	FUTAIE (1)	TAILLIS
Forêts domaniales :							
f. de Bellême	2428	55	30	5	10	2428	..
f. du Perche	2128	59	28	3	10 (2)	2128	..
f. de Réno	1585	50	35	5	10	1585	..
f. de Moulins-Bonsmoul	1518	66	30	3	1	1518	..
f. de la Trappe	1093	35	8	7	50	173	920
Forêts particulières :							
f. de Longny et bois de Valdieu	2275	..	..	..	..	..	..
f. de Vibraye	2000 env.	dom ^t	..	..	..	taillis s. futaie	
f. de Montmirail	1600 env.	60	10	20	10	taillis s. futaie	

(1) La proportion établie dans ce tableau entre les futaies et les taillis est celle qui figure dans les aménagements forestiers : tous les taillis jugés aptes à la conversion en futaie sont classés dans une série de futaies et figurent sous cette rubrique.

(2) Pin 9 %, sapin 0,5 %, épicéa 0,5 %.

L'observation de ce tableau montre que, si l'on met à part la forêt très dégradée de la Trappe, les forêts domaniales sont entièrement aménagées en futaie. Au contraire les bois communaux et particuliers restreints sont exploités en taillis simple le plus souvent, tandis que les forêts particulières sont soumises au régime économique intermédiaire du taillis sous futaie.

La végétation arborescente et herbacée varie selon ces régimes : ainsi le hêtre devient rare dans les forêts de la Trappe et de Montmirail soumises presque entièrement au régime du taillis, comme le montre le tableau ci-dessus.

La végétation herbacée d'un massif boisé n'est pas nécessairement liée à la végétation arborescente ; elle peut se montrer iden-

(1) Certaines forêts voisines de Basse-Normandie sont beaucoup plus vastes : celle de Perseigne s'étend sur 5.056 ha., celle d'Ecouvès sur 7.531 ha. et forme un massif boisé de plus de 14.000 ha. si l'on y comprend les bois particuliers adjacents.

[illegible]

TABLEAU 75 (suite).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Exposition :	plat	NE	NNE	N	W	W	NE	plat	plat	plat	plat	plat	W	S	plat	plat	plat	plat	plat	plat
Pente :	c ⁴ m	10° c ⁴ m	25° c ⁴ m	10° c ⁴ m	10° c ⁴ m	10° J ³ c	15° J ³ s	J ³ s	a ¹	a ¹	a ¹	c ⁵	5° c ⁵	10° c ⁵	ev	ev	ev	ev	a ¹	..
Substr. géologique :																				
Recouvrement (en 1/10) :																				
Strate V :	6	6	..	1	7	+	..	+	3	6	..	2	2	+	+	..	..	8	1	9
— IV :	+	..	10	9	6	10	10	10	10	6	10	9	10	10	10	10	10	+	10	2
— III :	3	2	+	+	1	1	1	2	1	+	+	1	+	1	1	+	2	4	+	1
— II :	6	7	4	2	5	6	5	8	6	5	5	2	8	4	6	5	5	9	5	9
— I :	2	+	4	4	..	2	5	+	..	..	6	..	..	1	2	6	5	..	3	2
Surface (en mq.) :	100	200	100	200	100	100	200	150	200	200	200	100	200	100	150	100	200	100	100	200
COMPAGNES PRINCIPALES :																				
(suite)																				
P III																				
<i>Corylus avellana</i>	2	3	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	1
<i>Rosa sp.</i>	+	..	+	1	1	+	+	1	+	..	..	..	+	+	..	..	1	1	..	4
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	2	1	..	1	2	1	1	2	2	1	+	1	1	+	+	..	2	2	..	..
<i>Lonicera Periclymenum</i>	+	+	+	1	+	..	..	..	+	+	..	+	+	+	+	..	1	+	+	..
<i>Crataegus monogyna</i>	..	..	+	..	+	+	..	+	+	1	1	..	..	..	+	+	..	..	..	3
<i>Cornus sanguinea</i>	+	..	+	+	+	+	..	+	+	1	1	..	..	..	..	..	..	..	..	3
<i>Fraxinus excelsior</i>	..	..	..	..	..	..	1	1	1	1	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
— ..	+	+	..	..	..	+	+	..	+	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Quercus robur</i> (<i>pedunculata</i>) ..	2	2	..	1	2	1	..	..	2	2	2	1	1	+	..	..	..	3	1	+
— ..	..	..	..	..	..	1	..	..	..	..	1	1	..	..	..	..	+	+	..	..
— ..	..	..	..	+	+	+	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..
H III																				
<i>Fragaria vesca</i>	+	..	..	1	1	+	+	+	+	+	+	..	..	+	+	+	+	1	2	1
<i>Ajuga reptans</i>	..	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	2	..
<i>Lisiera ovata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	..
<i>Mnium hornum</i>	+	+	..	1	..	..	+	+	..	..	2	3	..	+	+	3	3	..	1	1
<i>Eurhynchium strictum</i>	2	3	2	3	1	1	2	3	..	..	2	3	..	+	2	2	1	2	3	..
<i>Ligustrum vulgare</i>	..	+	+	..	1	..	..	..	+	1	+	2	1	..	+	..	..	+	..	2
<i>Crataegus oxyacantha</i>	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..	..	+	1	..	..	+	..	..
<i>Tamus communis</i>	..	..	..	+	+	..	+	+	1	+	..	+	..	+	+	+	..	..	+	+
<i>Ficaria verna</i>	..	..	..	..	..	1	..	+	..	..	..	..	2	2	2	1	..	..	3	2

tique sous des essences différentes comme varier considérablement sous une même essence ; ainsi la présence d'un massif de hêtres ne fait pas la hêtraie, « forêt de hêtres et association du hêtre ne sont pas nécessairement des termes équivalents » (BRAUN, 1915). Nous considérons, à la suite de nombreux phytogéographes et sylviculteurs, que la végétation herbacée est le réactif le plus sûr de l'état



Fig. 20. — Forêts et bois principaux du Perche.

- 1, forêt de la Trappe ; 2, f. du Perche ; 3, bois de Chérencey ; 4, forêt de Ferté-Vidame ; 5, f. de Senonches ; 6, f. de Longny ; 7, f. de Réno ; 8, bois de Voré et de Saussay ; 9, forêt de Bellême ; 10, bois de Condeau ; 11, bois de l'Hermitière ; 12, bois de Thiron ; 13, forêt de Montmirail ; 14, f. de Vibraye.

d'évolution d'un massif boisé, aussi est-ce à elle que nous nous adressons avant tout pour caractériser nos associations. L'étude pédologique des profils de sols peut en outre rendre de grands services, chaque association ayant, sur un substratum minéralogique identique, son type de sol déterminé.

Nous avons reconnu dans le Perche les associations silvatiques suivantes : le *Querceto-Carpinetum occidentale* et le *Querceto-Fage-*

tum, représentant le groupe d'associations ou alliance du *Fagion* ; le *Quercetum roboris*, le *Quercetum sessiliflorae occidentale* et le *Querceto-Holcetus mollis* entrant dans l'alliance du *Quercion roboris-sessiliflorae* ; l'*Alneto-Sphagnetum*, l'*Alneto-Caricetum remotae* et l'*Alnetum macrophorbium*, représentant l'alliance de l'*Alnion glutinosae*. Ce dernier groupe sera étudié dans le chapitre suivant.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE DES ASSOCIATIONS SILVATIQUES MÉSOPHILES

1. QUERCETO-CARPINETUM ATLANTICUM

Cette association, très bien caractérisée dans son ensemble, se montre très polymorphe à l'analyse. Ce polymorphisme est dû à des variations dans les conditions écologiques, d'humidité et de réaction du sol en particulier.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

L'association s'établit sur des terrains variés, mais avec des modifications floristiques plus ou moins grandes. C'est sur le Céno-manien marneux qu'elle présente son maximum de richesse florale, comme le montrent les cinq premiers relevés du tableau 75 (ph. 1, pl. XXV). Elle forme la plus grande partie des bois sur l'Oxfordien marneux et les alluvions anciennes. Par contre, sur les sables et l'argile à silex, elle se localise dans les taillis de charmes et de coudriers et ne pénètre pas dans les futaies domaniales. Sur le calcaire elle est représentée par une sous-association que nous étudierons plus loin.

2. STRATIFICATION ET FACIES.

1^o *La strate arborescente supérieure*, notée dans nos tableaux floristiques, est continue, clairsemée ou nulle selon les régimes de futaie, de taillis-sous-futaie et de taillis simple. A côté des essences indigènes, où *Quercus pedunculata* est le plus abondant, les essences introduites sont fréquentes : *Tilia platyphyllos*, *Acer pseudoplatanus*, *Castanea vulgaris*, *Abies alba* (sauf peut-être dans le Nord), peut-être *Fraxinus excelsior* (voir CHEVALIER, 1936 b), etc.

2^o *La strate arborescente inférieure* (IV), s'élevant de 3 à 6 m.

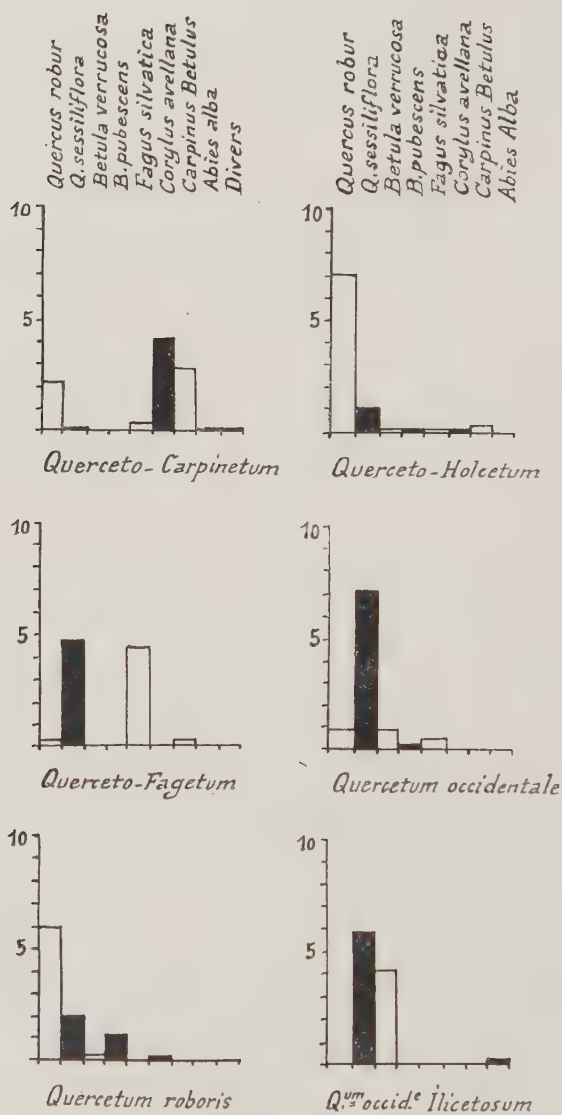


Fig. 21. — Proportion des principales essences dans les strates arborescentes des associations silvatiques mésophiles. [la proportion de 4/10 de hêtre dans le *Quercetum Ilicetosum* a été attribuée par erreur au *Betula verrucosa*]

environ, est continue dans le taillis, où elle forme deux facies souvent purs à *Carpinus Betulus* et à *Corylus avellana*; le chêne pédonculé y est fréquent, mais toujours à l'état isolé. La figure 21 donne la proportion des principales essences dans les strates arborescentes des diverses associations silvatiques.

3° *La strate arbustive* (III), de 1 à 3 m., atteint un degré de recouvrement moyen de 30%, comme le montre la figure 22, mais très inégal selon l'état d'exploitation du taillis. Elle est remarquable

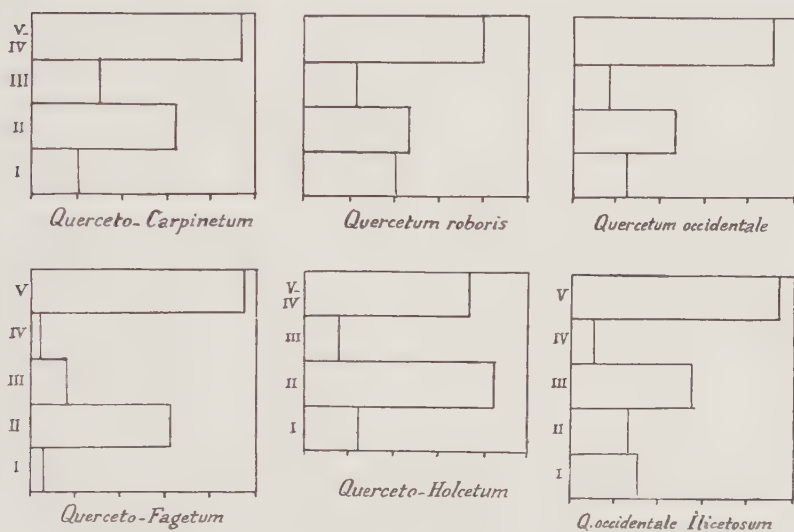


Fig. 22. — Surface moyenne couverte par les différentes strates des associations silvatiques mésophiles. I : strate muscinale ; II : str. herbacée et suffrutescente ; III : str. arbustive (1-3 m.) ; IV : str. arborescente inférieure (3-6 m.) ; V : str. arborescente supérieure.

par le nombre d'espèces qui la composent : 28 d'après nos observations ; après les *Rosa* et *Rubus*, presque constants, ce sont les *Crataegus monogyna*, *Cornus sanguinea* et *Lonicera Periclymenum* qui sont le plus fréquents.

4° *La strate herbacée et sous-arbustive* (II) couvre en moyenne 65% de la surface du sol. Elle présente une grande variété floristique et les facies y sont peu marqués et restreints en surface.

5° *La strate muscinale* (I), de développement très inégal, est fort pauvre en espèces, celles-ci étant des silvatiques ubiquistes.

3. CARACTÉRISTIQUES.

Les caractéristiques de l'association sont nombreuses, mais seules sont exclusives *Isopyrum*, *Ranunculus auricomus*, *Daphne mezereum* et *Epipactis violacea*; les autres se voient également dans les aulnaies (*Melandryum silvestre*, *Paris*, *Allium ursinum*, etc.), les chênaies humides (*Endymion*, *Anemone nemorosa*, etc.) ou les futaies du *Querceto-Fagetum* (*Carpinus*, *Aspidium aculeatum*, etc.); dans ce dernier cas, ce sont seulement des caractéristiques différentielles du *Querceto-Carpinetum*, c'est-à-dire des caractéristiques de l'alliance nettement plus répandues dans cette association.

4. VARIÉTÉ DÉGRADÉE.

On observe sur les sols sableux ou limoneux acides, généralement au voisinage du *Querceto-Holcetum mollis*, un *Querceto-Carpinetum* fragmentaire créé par la présence de charmes ou de coudriers provoquant des modifications écologiques que nous étudierons plus loin. Cette variété acidiphile est caractérisée par sa pauvreté en espèces, le *Galeobdolon* y étant constant et souvent dominant. Les deux relevés suivants en donnent des exemples :

1. Bretoncelles, bois sur sable à nombreux silex (c⁵) ; SE. 20° :

Str. IV (couv. 10/10) : *Quercus sessiliflora* +, *Carpinus Betulus* 3.3, *Corylus avellana* 1.2.

Str. III (1/10) : *Acer campestre* +, *Rosa sp.* +, *Rubus sp.* 1.2, *Lonicera Periclymenum* 1.2, *Carpinus Betulus* +.

Str. II (5/10) : *Viola silvestris* +, *Stellaria Holostea* +, *Hedera Helix* 2.2, *Euphorbia amygdaloides* 1.1, *Galeobdolon luteum* 2.2, *Melica uniflora* 1.3.

Str. I (1/10) : *Mnium hornum* +, *Eurhynchium striatum* 1.2, *Thuidium tamarriscinum* +.

2. Bois de Condeau, sur silex et sable ; E. 20°.

Str. IV (10/10) : *Carpinus Betulus* 4.4, *Corylus avellana* 1.2.

Str. III (+) : *Rosa sp.* +, *Lonicera Periclymenum* +.

Str. II (6/10) : *Galeobdolon luteum* 2.2, *Stellaria Holostea* 2.2, *Potentilla sterilis* 2.2, *Viola silvestris* 1.1, *Moehringia trinervia* 1.1, *Primula grandiflora* 1.1, *Anemone nemorosa* +, *Melittis melissophyllum* +, *Luzula Forsteri* +, *Milium effusum* 1.1, *Holcus lanatus* 2.3, *Pteridium aquilinum* (1.1).

Str. I (+) : *Eurhynchium striatum* +.

5. SOUS-ASSOCIATIONS.

a) *Querceto-Carpinetum calcarosum* : ce groupement est localisé sur les parties sèches des calcaires « coralliens » des environs de Mortagne et de Bellême. Il est constitué par des taillis de coudrier dominant, avec chêne pédonculé et frêne peu abondants ; ces taillis sont parfois surmontés d'une réserve de « modernes » constituée de

chêne pédonculé et de frêne. L'absence du charme est à souligner (v. tableau 76).

La strate arbustive est abondante, avec *Crataegus monogyna* et *Ligustrum* plus abondants que dans l'association-type, et *Viburnum Lantana* caractéristique. La strate herbacée se caractérise par la dominance fréquente de *Mercurialis perennis*, l'absence de *Primula elatior* et *grandiflora* compensée par une plus grande fréquence de *P. officinalis*. La strate muscinale est souvent bien développée ; *Thamnium alopecurum* y est plus florissant que dans l'association-type.

Les caractéristiques de ce groupe xérophile et neutro-basiphile sont peu abondantes dans le Perche, mais à l'Ouest de celui-ci, dans les campagnes jurassiques du Maine et de la Basse-Normandie et sur les calcaires primaires du Massif Armoricaïn (rel. 7), ce groupement s'enrichit d'autres caractéristiques : *Gentiana cruciata*, *Vincetoxicum officinale*, *Polygonatum officinale*, *Cornus mas*, *Buxus sempervirens*, *Cephalanthera pallens*, qui sont, avec *Melittis* et *Sorbus torminalis*, des caractéristiques des associations appartenant au groupe du *Quercion pubescentis-sessiliflorae*, dont l'aire est médio-européenne et a sa limite occidentale à l'Est du Perche, dans la Beauce et la Haute-Normandie (voir GAUME, 1928); mais la végétation de notre groupement se rapproche plus du *Querceto-Carpinetum* sous l'influence de conditions microclimatiques semblables, comme nous le verrons plus loin.

b) *Querceto-Carpinetum Fraxinetosum* : cette sous-association est localisée dans les dépressions inondées en hiver des terrains argileux. Elle est représentée aux environs de Mortagne par quelques taillis sur marne oxfordienne, dominés par le coudrier et le frêne ; le saule cendré, l'aulne et le tremble y apparaissent. La strate herbacée est fortement mélangée de grandes herbes hygrophiles qui manquaient dans l'association-type ; *Allium ursinum*, *Aegopodium podagraria* et *Bromus asper* en sont les caractéristiques différentielles. Nous en donnons ci-dessous deux relevés :

1. Bois du Pissot à Courgeault, plat :

Str. IV (couv. 10/10) : *Corylus avellana* 3.4, *Fraxinus excelsior* 2.1, *Quercus pedunculata* +.

Str. III (1/10) : *Rubus* sp. 1.2, *Cornus sanguinea* 1.1, *Ligustrum vulgare* +, *Corylus avellana* +, *Tamus communis* +.

Str. II (5/10) : *Angelica silvestris* 2.2, *Galium aparine* 2.1, *Lysimachia nummularia* 1.2, *Bromus asper* 1.2, *Mercurialis perennis* 1.2, *Primula officinalis* 1.2, *Ranunculus auricomus* 1.1, *Moehringia trinervia* 1.1, *Adoxa moscha-*

TABLEAU 76. — *Querceto-Carpinetum calcarosum*.

1 : vallon de l'Aunai à Bazoches-sur-Hoëgne ; 2 : bois du Crochemêlier à Igé ; 3 : bois de Théval près Mortagne ; 6, 7, 8 : bois de Courtoulin.

Bas-Maine : 7 : butte de Folton à Assé-le-Boisne (Sarthe).

			1	2	3	4	5	6	7
		Exposition :	S	NW	W	plat	plat	NW	W
		Pente :	15°	10°	20°	—	—	5°	20°
		Substr. géol. :	J ^{3s}	J ^{3s}	J ^{3c}	J ^{3c}	J ^{3c}	J ^{3c}	
		Recouvrement (en 1/10) :							
		Strate V :	+	4	..	+	..	..	..
		— IV :	10	9	10	10	10	10	9
		— III :	4	4	2	1	+	1	5
		— II :	8	9	6	6	2	5	5
		— I :	..	2	6	7	4	6	7
		Surface (en m ²) :	100	100	200	150	150	100	100
		CARACTÉRISTIQUES DE LA SOUS-ASSOCIATION :							
P	III	<i>Viburnum Lantana</i>	+	+	1 1	+	..	+	+
H	II	<i>Helleborus foetidus</i>	..	..	+	..	..	..	..
Gt		<i>Ophrys muscifera</i>	..	..	+	..	..	..	..
P	III	(<i>Buxus sempervirens</i>)	..	..	..	..	..	..	1 2
H	II	(<i>Vincetoxicum officinale</i>).....	..	..	..	..	..	..	1 3
		CARACTÉRISTIQUES DE L'ASSOCIATION :							
H	II	<i>Mercurialis perennis</i>	4 3	4 3	4 3	..	..	..	..
Gb		<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	..	..	+	+	..	+	..
Gt		<i>Arum maculatum</i>	+	..	+	..	..	..	..
H		<i>Potentilla sterilis</i>	..	..	..	..	(1 1)	(1 2)	..
Grh		<i>Adoxa moschatellina</i>	..	..	3 3	+	..	..	..
		<i>Paris quadrifolia</i>	1 1	..	..	..	..	..	..
Gb		<i>Endymion non-scriptum</i>	..	..	..	1 2	..	..	..
		<i>Allium ursinum</i>	..	..	..	+	..	..	..
		CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :							
H	II	<i>Viola silvestris</i>	1 1	1 2	1 1	1 1	1 1	1 1	+
Ch		<i>Galeobdolon luteum</i>	..	..	+	2 2	(1 2)	2 2	..
Grh		<i>Polygonatum multiflorum</i>	+	..	..	1 1	(+)	(1 1)	..
H		<i>Sanicula europaea</i>	..	..	+	2 2	1 2	2 2	..
		<i>Carex silvatica</i>	1 2	1 2	..	+	..	..	..
		<i>Melica uniflora</i>	..	+	1 1	..	..	1 2	..
Gt		<i>Conopodium denudatum</i>	..	..	..	1 1	..	1 1	..

			1	2	3	4	5	6	7
CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE (suite) :									
P	III	<i>Fagus sylvatica</i>	.	.	.	+	+	.	.
H	II	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	.	+	.	.	.	.	+
Grh		<i>Asperula odorata</i>	.	3 4	.	.	.	.	.
T		<i>Arenaria trinervia</i>	.	.	+	.	.	.	+
COMPAGNES PRINCIPALES :									
P	IV	<i>Corylus avellana</i>	4 4	3 4	4 4	4 4	4 4	3 4	3 3
	III	— —	+	+	1 1	.	.	.	+
Ch	II	<i>Hedera Helix</i>	(3 2)	(2 2)	(2 2)	(2 3)	(+.)	(1 2)	(3 2)
P	III	<i>Crataegus monogyna</i>	1 1	2 1	+	+	+	1 1	.
H	II	<i>Primula officinalis</i>	+	.	1 1	2 1	+	1 1	1 2
P	V	<i>Quercus pedunculata</i>	.	2 2	.	+	.	.	.
	IV	— —	.	.	+	1 2	1 2	2 2	1 2
	III	<i>Ligustrum vulgare</i>	+	+	+	1 1	.	.	1 2
		<i>Rosa sp.</i>	1 1	+	1 1	+	.	1 1	.
		<i>Rubus fruticosus</i> agg.	.	+	+	1 2	1 1	.	.
	IV	<i>Acer campestre</i>	.	1 2	.	+	.	+	—
	III		+	.	+	.	.	.	.
		<i>Cornus sanguinea</i>	+	+	+	.	.	.	1 2
M	I	<i>Eurhynchium striatum</i>	.	1 3	2 3	1 3	1 2	1 2	.
		<i>Hylocomium triquetrum</i>	.	.	1 2	1 2	3 2	3 2	1 2
H	III	<i>Tamus communis</i>	.	.	(+.)	.	(+.)	(+.)	1 1
P		<i>Prunus spinosa</i> ssp. <i>fruticans</i> ..	1 1	.	+	.	+	.	.
	II	<i>Lonicera Periclymenum</i>	.	.	.	1 1	+	+	.
	V	<i>Fraxinus excelsior</i>	+	.	.	.	.	.	.
	IV	—	1 1	+	1 1	.	.	.	.
	III		.	+	+	.	.	.	.
Grh	II	<i>Pteridium aquilinum</i>	.	.	.	(1 1)	(+.)	(1 2)	.
P	III	<i>Clematis vitalba</i>	+	.	.	.	.	.	+
	IV	<i>Cornus sanguinea</i>	.	+	.	.	.	.	+
H	II	<i>Geum urbanum</i>	.	(+.)	.	.	.	.	+
		<i>Ajuga reptans</i>	.	.	.	.	(1 2)	(1 2)	.
Grh		<i>Listera ovata</i>	.	.	.	.	(+.)	.	+
H		<i>Luzula pilosa</i>	.	.	.	.	+	+	.
Ch		<i>Glechoma hederacea</i>	.	.	(+.)	.	.	.	1 2
M	I	<i>Thuidium tamariscinum</i>	.	.	.	.	.	1 3	1 3
		<i>Thamnium alopecurum</i>	.	.	2 3	3 3	.	.	.

Observés une fois : P (III) *Acer pseudo-platanus* (2), *Evonymus europaeus* (3), *Crataegus oxyacantha* (6), *Ulmus campestre* (3), *Prunus spinosa* (6), (IV) *Betula verrucosa* (6); Nph (III) *Daphne Laureola* (3); H (II) *Viola hirta* (1), *Scrofularia nodosa* (6), *Melittis Melissophyllum* (3), *Melampyrum pratense* (6), *Poa nemoralis* (6); Gt *Loroglossum hircinum* (7); M (1) *Mnium hornum* (5), *Scleropodium purum* (7).

tellina +, *Veronica Chamaedrys* +, *Glechoma hederacea* +, *Ajuga reptans* +, *Urtica dioica* (+), *Arum maculatum* +, *Equisetum limosum* (+), *Vicia sepium* +, *Potentilla reptans* +, *Spiraea Ulmaria* (+), *Heracleum Sphondylium* (+), *Orchis maculata* (+).

Str. I (3/10) : *Mnium undulatum* 1.3, *Fissidens taxifolius* +, *Eurhynchium striatum* +.

2. Bois voisin du précédent ; S, 10° :

Str. V (+) : *Fraxinus excelsior* +.

Str. IV (10/10) : *Corylus avellana* 3.2, *Fraxinus excelsior* 2.2, *Salix cinerea* +.

Str. III (1/10) : *Rubus* sp. 1.1, *Fraxinus excelsior* 1.1, *Clematis vitalba* +, *Rosa* sp. +, *Ligustrum vulgare* +, *Tamus communis* 1.1.

Str. II (10/10) : *Allium ursinum* 4.4, *Hedera Helix* (2.2), *Galium aparine* 1.1, *Urtica dioica* 1.1, *Viola silvatica* +, *Geranium Robertianum* +, *Listera ovata* +, *Arum maculatum* +.

c) On peut rattacher au *Querceto-Carpinetum* un groupement que l'on observe au voisinage des habitations et se rapproche beaucoup de l'« ormaie subrudérale » décrite par JOVET aux environs de Paris (1936) ; nous l'appellerons *Querceto-Carpinetum Ulmetosum*. C'est un *Querceto-Carpinetum* fortement imprégné d'espèces subrudérales (*Galium aparine*, *Veronica hederifolia*, *V. agrestis*, *Anthriscus silvestris*, *Chaerophyllum temulum*, *Urtica dioica*, etc.), où *Ficaria verna*, *Glechoma hederacea*, *Galium aparine* dominent le plus souvent, *Sambucus nigra* est fréquent dans la strate arbustive ; quant aux espèces arborescentes, elles sont en majorité des essences plantées, comme *Ulmus campestris*, *U. pedunculata*, *Acer pseudo-platanus*.

6. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

Le fond de la végétation est euro-sibérien et médio-européen. Parmi les arbres, *Carpinus*, *Fagus*, *Acer pseudo-platanus* et *Tilia platyphyllos* (ces deux derniers introduits) ont leur maximum d'abondance dans le Domaine médio-européen ; le *Q. C. calcarosum* renferme en outre quelques éléments médio-européens du *Quercion pubescentis*.

L'élément atlantique a peu pénétré dans les associations silvatiques, surtout dans celles du *Fagion* : le *Querceto-Carpinetum* ne renferme que deux caractéristiques (*Endymion*, *Conopodium*) et deux accessoires atlantiques, soit 3,7% ; sa sous-association *calcarosum* n'en renferme plus qu'une caractéristique et une accessoire. L'élément subméditerranéen est aussi pauvrement représenté dans le Perche par quatre espèces dans le *Querceto-Carpinetum* et deux dans le *Q.C. calcarosum*. Quant à l'élément circumboréal et montagnard, nous y comprenons *Actaea spicata*, *Daphne mezereum*,

Maianthemum bifolium et *Abies alba*, tous absents de la sous-association *calcarosum*; l'indigénat de cette dernière espèce dans le nord du Perche et dans l'Ouche est douteux.

Notre association est répandue dans tout l'Ouest du Bassin de Paris et en Angleterre; elle passe à l'Est au *Q.C. medioeuropæum*, maintes fois décrit dans le Domaine médio-européen dont il constitue un des climax (1), alors que vers l'Ouest elle se modifie sur le Massif armoricain par la raréfaction de certaines espèces médio-européennes, le charme en particulier, et l'abondance d'autres espèces, comme la « pseudo-atlantique » *Primula grandiflora*; elle constitue alors une autre association, que TUXEN et DIEMONT (1936) ont récemment analysée sous le nom d'*Endymieto-Quercetum bretonicum* (sic).

La sous-association *calcarosum* semble moins localisée par suite de son caractère médio-européen plus accentué. Quant au *Q.C. Fraxinetosum*, il est l'homologue atlantique de l'*Alneto-Fraxinetum* du Domaine médio-européen; il est également apparenté à l'*Alneto-Carpinetum* d'Alsace (ISSLER, 1926) et au *Querceto-Carpinetum alnetosum* de Bohême (J. KLIKA, 1932), quoique l'aulne lui-même soit toujours rare dans notre sous-association. Les parties très humides du *Fraxinetum excelsioris* décrit en Angleterre par C.E. MOSS (in TANSLEY, 1911), avec leurs peuplements de *Ficaria* et d'*Allium ursinum*, rentrent dans notre sous-association.

2. QUERCETO-FAGETUM

Nous avons décrit succinctement ce groupement en 1924 comme une sous-association *Fagetosum* du *Querceto-Carpinetum*.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Cette association des futaies mixtes de hêtre et de chêne sessile (rarement pédonculé dans le Perche) à sous-bois constitué d'une riche végétation herbacée (ph. 2, pl. XXV), se trouve dans les deux forêts domaniales de Bellême et de Réno, situées dans la partie moyenne du Perche (voir carte fig. 20); elle couvre presque

(1) Nous avons regardé en 1934 le *Querceto-Carpinetum* du Nord-Ouest de la France comme une simple race *atlanticum* du *Q.C. medioeuropæum*; mais la présence de caractéristiques atlantiques et la disparition d'espèces continentales, comme *Carex pilosa*, nous le fait considérer comme une association autonome.

la moitié de leur superficie alors qu'elle fait défaut partout ailleurs dans ce territoire. Sa localisation géologique est surtout sur les sables et l'argile à silex, mais aussi sur les sables du Perche et la marne cénomaniennne aux rares endroits où ces deux forêts débordent sur ces terrains.

2. STRATIFICATION ET FACIES.

Contrairement à la précédente, cette association présente une unité floristique et physionomique remarquable.

1° La *strate arborescente supérieure* est constante et close ; le diagramme fig. 22, donnant la répartition des essences dans la strate supérieure, montre la codominance du chêne sessile (48%) et du hêtre (45%) ; les autres essences, chêne pédonculé, charme et sapin, y sont très rares.

2° La *strate arborescente inférieure*, très clairsemée (fig. 22), est constituée par un sous-étage de hêtres qui combleront les vides faits par les éclaircies.

3° La *strate arbustive*, comprenant seulement 12 espèces, est clairsemée par suite du nettoyage périodique du sous-bois ; on y observe un facies à *Rubus fruticosus* dans les parties éclaircies ; le hêtre y est beaucoup plus abondant que le chêne.

4° La *strate herbacée* couvre en moyenne les 6/10 du sol et donne au groupement un aspect herbeux. Les espèces y étant beaucoup moins abondantes que dans le *Querceto-Carpinetum*, la concurrence est plus faible et les espèces sociales à multiplication végétative rapide créent des facies souvent étendus et d'aspect caractéristique : les plus répandus sont ceux à *Melica* (pl. XXV, ph. 2), à *Oxalis*, à *Galeobdolon*, à *Asperula* ; plus rares sont ceux à *Milium*, à *Circaea*, à *Stellaria Holostea*. Leur distribution est dominée, comme nous le verrons, par des conditions écologiques locales.

La codominance de deux ou trois espèces à colonisation aérienne et souterraine différente est très fréquente ; les facies mixtes suivants sont le plus souvent réalisés : facies à *Melica-Asperula*, à *Melica-Oxalis*, à *Melica-Asperula-Oxalis*, à *Asperula-Circaea*, à *Asperula-Galeobdolon*, à *Melica-Stellaria*. Ce sont des exemples d'« associations complémentaires » semblables à ceux qu'a décrits WOODHEAD (1906). Ces divers facies se côtoient et entrent en compétition à leurs limites communes, comme le montre la fig. 23 relevée dans un jeune peuplement de hêtres constituant une futaie en régéné-

ration. Les espèces de faible sociabilité demeurent isolées au sein de ces facies.

5° C'est dans le *Querceto-Fagetum* que la *strate muscinale* occupe la plus faible surface, comme le montre la fig. 22. Elle est même sou-



Fig. 23. — Plan d'un carré montrant l'intrication des facies herbacés dans une jeune futaie de *Querceto-Fagetum*. [Les surfaces en pointillé figurent le sol nu]

vent absente ; *Hylocomium triquetrum* peut cependant localement dominer avec une Phanérogame herbacée (rel. 11 et 12).

3. CARACTÉRISTIQUES.

Ce sont les caractéristiques qui constituent les peuplements dont nous venons de parler, à l'exception de *Veronica montana* et souvent de *Milium effusum*. Mais ces caractéristiques ne sont que des différentielles, car on les voit aussi dans le *Querceto Carpinetum*, où elles sont beaucoup moins prospères.

TABLEAU 77. — *Querceto-Fagetum*.

1, 10, 11, 12 : forêt de Réno ; 2 à 9 : forêt de Bellême.
Basse-Normandie : 13 : forêt de Perseigne (Sarthe) ; 14 : forêt d'Ecouves (Orne) ; 15 : forêt de Cerisy-Palleroy (Calvados).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
	plat	SE 10°	plat	E 30°	plat	plat	SE 10°	plat	plat	plat	plat	plat	plat	S 25°	plat	
Exposition :																
Pente :																
Recouvrement (en 1/10) :																
Strate V :	10	10	8	10	10	10	10	10	9	9	10	9	10	10	10	
— IV :	+	+	+	..	+	..	..	+	2	1	+	+	..	+	..	
— III :	2	1	2	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	3	1	+
— II :	8	5	6	8	9	5	5	6	8	6	2	4	6	7	8	
— I :	..	..	..	..	..	..	1	2	..	..	2	1	2	1	..	
Surface (en m ²) :	100	150	200	100	150	200	200	150	100	100	300	150	200	200	100	Présence
CARACTÉRISTIQUES DE L'ASSOCIATION :																
P	2	1	1	3	2	1	3	2	2	2	2	1	2	3	2	5
V	+	+	+	..	..	..	..	+	1	1	2	+	..	+	..	4
IV	1	+	+	+	+	..	+	1	1	1	1	1	2	..	..	1
III	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	1	..	..	..	..	1
I	..	..	1	2	2	+	+	2	1	1	1	1	1	3	2	1
II	..	1	3	2	3	2	2	3	3	3	3	1	2	2	2	5
Grh	..	3	2	2	3	4	2	3	2	2	..	..	1	2	2	4
H	..	3	2	3	3	2	2	1	2	3	..	..	2	2	3	4
Ch	..	3	2	3	2	1	..	3	(+)	1	2	3	(1 2)	2	2	1
Grh	..	+	..	..	1	1	..	+	+	..	..	..	..	..	..	2
Nph	..	..	..	..	1	(+)	(+)	..	2	1	..	1	3	..	..	1
	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :																
II	+	1	..	..	+	..	+	1	1	1	+	1	1	1	1	4
H	1	2	+	1	1	2	..	+	..	3	2	1	2	1	1	3
Ch	+	..	..	1	..	..	..	1	..	..	..	1	1	..	+	..
H	+	..	1	1	+	+	..	1	+	..	..	1	1	..	+	..
Grh	(+)	+	..	..	(+)	..	..	..	..	..	..	+	+	..	+	..
Ch	2	3	1	2	..	+	+	..	..	..	..	..	..	..	..	2
H	1	2	..	..	..	..	..	..	..	+	..	1	1	..	+	..
	..	..	..	..	..	+	..	1	2	1	1	..	..	..	..	..

4. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

La végétation du *Querceto-Fagetum* est de même origine que celle de l'association précédente ; sur un fond d'espèces euro-sibériennes et médio-européennes, comprenant pour ces dernières la plupart des caractéristiques, qui ont été qualifiées de « satellites du hêtre », se superposent trois espèces atlantiques (dont une caractéristique de l'alliance), soit 5,6%, et 2 subméditerranéennes, soit 3,8%. On ne peut encore établir l'aire exacte de l'association ; hors du Perche où elle est très localisée, nous l'avons observée plus à l'Ouest dans les forêts voisines de Perseigne et de Bourse, puis dans les forêts bas-normandes d'Ecouves, d'Andaine, de Balleroy, où elle se modifie déjà légèrement ; elle s'y enrichit en particulier d'une caractéristique des hêtraies subalpines, *Luzula maxima*. C'est l'association qui se rapproche le plus des hêtraies médio-européennes et montagnardes, avec lesquelles on observe des termes de passage dans le bassin de Paris (1). Le *Fagetum gallicum*, localisé dans l'étage subalpin du Domaine atlantique, peut être considéré comme le correspondant subalpin du *Querceto-Fagetum* de la plaine. Quant au *Fagetum silvaticae calcareum* décrit sur la craie du Sud de l'Angleterre (TANSLEY, 1911), il diffère beaucoup de notre association sous l'influence de conditions édaphiques très différentes.

3. QUERCETUM ROBORIS PARISIENSE.

C'est la chênaie sur sol argileux humide, saturé d'eau en hiver, où l'essence dominante est *Quercus robur* L. (non Mill.) = *Q. pedunculata* Ehrh.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Ce groupement se rencontre exclusivement dans les bois sur marne crétacée et argile à silex très humides ; il manque parmi les hautes futaies des forêts domaniales.

2. STRATIFICATION.

1^o La *strate supérieure* V est d'importance très variable selon le mode d'exploitation ; le chêne pédonculé y domine.

(1) Les forêts de Haute-Normandie renferment déjà *Dentaria bulbifera*, *Elymus europaeus*, *Scilla bifolia*, *Doronicum pardalianches*, *Corydalis solida* : cette dernière espèce existe aussi sur le Massif Armoricaïn où nous ne l'avons rencontrée que dans des haies à végétation d'*Endymieto-Quercetum* altérée.

2° La *strate arborescente inférieure* est également dominée presque toujours par le chêne pédonculé ; les deux bouleaux y sont représentés, *B. pubescens* étant de beaucoup le plus fréquent (voir fig. 21).

3° La *strate arbustive*, avec 14 espèces, est beaucoup moins riche que celle du *Querceto-Carpinetum* ; les ronces y sont dominantes.

4° La *strate herbacée* couvre en moyenne 50% de la surface, mais présente des fluctuations considérables dans son abondance. Rarement une espèce devient suffisamment dominante pour constituer un facies bien tranché ; notons cependant des facies à *Agrostis alba* et à *Deschampsia flexuosa* rares, et un facies à *Molinia* cantonné dans les taillis jeunes et clairs où cette Graminée se présente comme une survivante d'un stade antérieur déboisé (rel. 7-8, tabl. 78).

5° C'est le *Quercetum roboris* qui possède la *strate muscinale* la plus développée en moyenne (voir fig. 22); *Hy'ocomium triquetrum*, *Scleropodium purum* et *Thyuidium tamariscinum* y forment des facies locaux.

3. CARACTÉRISTIQUES.

Les caractéristiques de l'alliance du *Quercion roboris-sessiliflorae* sont nombreuses et opposent nettement celle-ci à la précédente ; le chêne sessile, très rare en dehors du *Quercion*, en est une bonne caractéristique ; le chêne pédonculé au contraire est fréquent en dehors de celui-ci.

Les caractéristiques de l'association sont peu nombreuses : *Quercus robur*, constant et souvent dominant, n'est qu'une préférante comme *Epipactis latifolia*, qui peuple les pineraies calcaires et se montre dans le *Querceto-Carpinetum*, et *Viola Riviniana*, silvatique peu exigeante. *Pulmonaria longifolia*, *Peucedanum gallicum* et *Centaurea nemoralis*, rares dans le Perche, sont des électives au moins locales.

Le cortège des accessoires accentue l'individualité de l'association : des hygrophiles comme *Angelica silvestris*, *Scabiosa Succisa*, *Scutellaria minor*, *Juncus effusus*, *Populus Tremula*, manquent dans les autres groupements de l'alliance ou, comme *Ajuga reptans*, *Agrostis alba*, *Thyuidium tamariscinum*, y sont plus rares.

4. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

L'élément médio-européen se raréfie dans l'alliance du *Quercion roboris* alors que l'élément atlantique y prend de l'extension : 2 caractéristiques d'alliance, 3 d'association et 2 accessoires dans le

			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
		COMPAGNES											
		PRINCIPALES :											
P	III	<i>Rubus fruticosus</i> agg. .	+	+	2 2	1 2	+	+	+	+	2 2	1 1	5
	II	<i>Lonicera Periclymenum</i> .	1 1	+	2 1	2 1	+	2 1	+	1 1	2 1	2 1	
	III	<i>Rhamnus Frangula</i>	+	+	1 2	+	+	1 1	1 1	1 1	+	+	4
M	I	<i>Thuydium tamariscinum</i>	3 3	1 3	1 3	2 3	1 3	1 3	1 3	2 2	+	+	
Ch	II	<i>Hedera Helix</i>	2 3	1 2	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	+	+	+	3
H		<i>Betonica officinalis</i>	+	1 1	1 2	1 2	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Potentilla erecta</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
M	I	<i>Scleropodium purum</i>	+	+	2 3	2 2	1 2	1 2	1 2	2 3	1 2	1 2	
		<i>Hylocomium triquetrum</i> . .	+	+	3 3	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	
P	III	<i>Corylus avellana</i>	+	1 1	1 1	1 1	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	2
		<i>Crataegus monogyna</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
	IV	<i>Sorbus torminalis</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1
	III	— — — — —	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	2
Nph	II	<i>Calluna vulgaris</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
H	II	<i>Ajuga reptans</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Agrostis alba genuina</i> . . .	+	+	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	
		<i>Deschampsia flexuosa</i> . . .	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	
		<i>Molinia caerulea</i>	+	+	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	
		<i>Scabiosa Succisa</i>	+	+	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	1 2	
		<i>Luzula multiflora</i>	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
Gt		<i>Orchis maculata</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
Grh		<i>Polygonatum multiflorum</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Pteridium aquilinum</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
P	III	<i>Rosa</i> sp.	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1
		<i>Viburnum Opulus</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Populus Tremula</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
	IV	<i>Betula pubescens</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
H	II	<i>Fragaria vesca</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Angelica silvestris</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Juncus effusus</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Luzula pilosa</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Holcus lanatus</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
		<i>Anthoxanthum odoratum</i> . .	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
Gt		<i>Platanthera montana</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
Grh		<i>Carex glauca</i>	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	
M	I	<i>Eurhynchium striatum</i> . . .	1 3	1 3	1 3	1 3	1 3	1 3	1 3	1 3	1 3	1 3	
		<i>Stereodon cupressiforme</i> .	+	+	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	

Observés une fois : P (V) *Betula pubescens* (3), *Pirus Malus* ssp. *silvestris* (3), *Betula verrucosa* (1), *Populus Tremula* (2), (III) *Crataegus oxyacantha* (2), *Mespilus germanica* (4), *Prunus spinosa* (8), (II) *Sorothamnus scoparius* (3); Ch (II) *Veronica Chamaedrys* (5); H (II) *Viola silvestris* (4), *Aegopodium podagraria* (2), *Myosotis caespitosa* (2), *Scutellaria minor* (1), *Carex pullescens* (2), *Festuca capillata* (3), *Brachypodium silvaticum* (3), *Polystichum Filix-mas* (4), *Euphorbia amygdaloides* (10), *E. dulcis* (6), *Poa nemoralis* (10); M (1) *Dicranum scoparium* (1), *Mnium hornum* (9), *Hylocomium splendens* (5).

Quercetum roboris, soit 10,3%. L'élément subméditerranéen est représenté par une seule espèce, d'ailleurs introduite, le châtaignier, et l'élément circumboréal seulement par *Betula pubescens*. Cette association, comme d'ailleurs toutes celles du *Quercion*, s'oppose à celles du *Fagion*, d'origine médio-européenne, par son caractère nettement occidental.

Hors du Perche, nous avons observé ce groupement dans les forêts des environs de Paris, mais son aire est probablement plus vaste. Il a été souvent confondu avec les suivants sous le nom de *Quercetum sessiliflorae* (1). Hors du Domaine atlantique, la « chênaie mixte » décrite par G. MALCUIT dans les Vosges (1929) est homologue de notre association, avec disparition des espèces eu-atlantiques et apparition d'espèces médio-européennes. Quant à la chênaie mixte décrite par GAUME sur le plateau de Brie (1925) « sur terrain frais et imperméable », c'est un groupement différent qui manque dans le Perche, mais qu'on retrouve sur l'argile à silex jurassique de la forêt de Cinglais près Caen.

4. QUERCETO-HOLCETUM MOLLIS.

Cette association, voisine de la précédente et décrite comme elle ici pour la première fois, se localise dans les bois clairs, où le sol argilo-sableux reste frais mais bien drainé.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

L'association s'établit surtout sur l'argile à silex sableux et sur les sables du Perche dans les vallées où ceux-ci sont colmatés et mélangés d'éléments fins, et plus rarement sur les marnes crétacées. Elle voisine avec le *Quercetum roboris* (rel. 3-4), le *Quercetum occidentale* (rel. 1, 2, 6, 7, 9) et la variante appauvrie du *Querceto-Carpinetum* (autres relevés du tabl. 79).

2. STRATIFICATION (voir fig. 22).

1° Les *strates arborescentes* ne sont jamais denses, la végétation herbacée caractéristique ayant besoin pour se développer d'une forte intensité lumineuse ; le chêne pédonculé y est le plus abondant ;

(1) Ainsi le *Quercetum roboris* est probablement représenté dans la forêt d'Orléans où R. GAUME (1924) signale *Peucedanum gallicum*, *Scabiosa Succisa*, *Juncus effusus*, *Populus Tremula*, avec une présence de *Q. Robur* dans 6 relevés sur 7.

le chêne sessile et les bouleaux viennent ensuite, localement dominants. Un facies planté à *Robinia pseudo-acacia* (rel. 5) est à signaler; cette essence demandant un sol frais et meuble, c'est dans les sols propices au *Querceto-Holcetum* qu'elle réussit le mieux; son couvert léger et son besoin de lumière nécessitant des éclaircies fréquentes permettent à la strate herbacée caractéristique de se maintenir.

2° La *strate arbustive* est toujours peu dense, mais c'est la plus variée de l'alliance, avec 22 espèces.

3° La *strate herbacée* est toujours dense, le sol étant entièrement recouvert par la végétation qui prend un aspect très particulier de prairie basse (pl. XXVI, fig. 2); *Holcus mollis* y est constant et dominant.

3. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

L'association renfermant les caractéristiques du *Quercetum roboris* (sauf *Peucedanum gallicum*), quoique en moindre abondance, nous eussions pu la considérer comme une simple sous-association de celui-ci; mais le reste de la végétation en diffère sensiblement :

1° Nous avons relevé l'existence d'un bloc caractéristique, bien que celui-ci n'ait qu'une valeur locale et provisoire (tabl. 79).

2° Parmi les espèces compagnes, la présence de 12 caractéristiques transgressives du *Fagion*, mises à part dans notre tableau floristique, éloigne cette association du *Quercetum roboris*, où ces dernières sont très rares. Parmi elles, *Stellaria Holostea* et *Endymion nutans* peuvent localement codominer avec *Holcus mollis*.

4. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

Le *Querceto-Holcetum* a un caractère aussi nettement atlantique que l'association précédente, avec 7 espèces atlantiques, soit 10%. Comme elle, il n'a pas été distingué du *Quercetum sessiliflorae* dans le Domaine atlantique, où nous l'avons observé sur les sols siliceux frais de Basse-Normandie, et il a été signalé plusieurs fois en Angleterre (WOODHEAD, 1906; TANSLEY, 1911; ADAMSON, 1912).

5. QUERCETUM SESSILIFLORÆ OCCIDENTALE

Cette association est le *Quercetum occidentale* défini par BRAUN-BLANQUET en 1932, et décrite antérieurement sous diverses dénomi-

[illegible]

TABLEAU 79, (suite)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Présence
Exposition :	plat	plat	plat	plat	plat	plat	NE	plat	S	plat	E	plat	plat	
Pente :	—	—	—	—	—	—	10°	—	15°	—	20°	—	—	
Substr. géologique :	M	ev	c ⁵	c ⁵	M	M	c ⁵	c ⁵	c ⁵	M	c ⁵	M	M	
Recouvrement (en 1/10) :	8	..	8	8	7	..	6	..	..	6	7	2	..	
strate V :	+	9	..	..	3	8	..	7	9	..	8	8	8	
— IV :	+	2	3	2	1	1	1	1	1	1	1	2	2	
— III :	9	7	9	9	10	10	10	10	8	9	8	6	8	
— II :	4	4	2	7	+	+	1	1	1	1	..	8	2	
— I :	100	200	200	100	150	100	100	100	100	100	70	100	80	
Surface (en m ²) :														
CARACTÉRISTIQUES DU FAGION (suite) :														
<i>Anemone nemorosa</i>	..	..	..	..	..	..	..	..	..	1 2	..	..	..	
<i>Endymion non-scriptum</i>	..	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	
<i>Moeblingia trinervia</i>	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	
COMPAGNES PRINCIPALES :														
<i>Rubus fruticosus</i> agg.....	+	+	2 2	1 1	..	+	..	1 1	..	1 1	..	2 3	1 2	4
<i>Lonicera Periclymenum</i>	1 2	1 1	2 2	..	..	..	1 1	1 1	2 1	2 1	2 1	..	1 1	
<i>Scleropodium purum</i>	2 2	1 2	1 3	3 3	..	..	1 3	1 3	1 2	1 2	..	1 3	..	
<i>Pteridium aquilinum</i>	2 2	1 2	..	..	..	1 1	..	1 2	1 2	+	2 1	..	..	3
<i>Deshampsia flexuosa</i>	1 2	..	..	..	..	..	1 1	+	..	3 3	1 2	2 2	..	
<i>Hylocomium triquetrum</i>	2 2	..	+	+	..	..	..	..	..	+	..	3 3	1 2	
<i>Sarothamnus scoparius</i>	+	..	..	..	..	+	+	+	+	..	..	..	..	
<i>Hedera Helix</i>	..	..	..	..	3 2	+	..	..	1 2	..	..	1 2	1 2	2
<i>Veronica Chamædrys</i>	..	+	+	..	..	..	1 2	..	+	..	..	..	..	

Grh

Gb

T

P

M

Grh

H

M

P

Ch

nations, dont celle de *Quercetum sessiliflorae*, où les diverses associations de chênaie acide ont été le plus souvent groupées.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE. *

La chênaie de chêne sessile est le groupement silvatique le plus xérophile de notre territoire ; elle constitue la grande majorité des bois sur les sables et grès siliceux, ainsi que sur les parties sèches de l'argile à silex, et nous l'avons même reconnue en une localité sur un substratum de calcaire corallien silicifié. En ce qui concerne le régime d'exploitation, c'est le taillis qui offre à l'association les conditions optimales de développement ; celle-ci se modifie dans les futaies à longue révolution pour constituer une sous-association, le *Quercetum occidentale Ilicetosum*, aussi l'association typique est-elle rare dans les forêts domaniales.

2. STRATIFICATION ET FACIES.

1° La *strate arborescente supérieure et inférieure* est fortement dominée par le chêne sessile (voir fig. 21) ; *Quercus robur* et *Betula verrucosa* sont très subordonnés ; quant à *Betula pubescens*, il est devenu très rare.

2° La *strate arbustive* comprend 14 espèces comme celle du *Quercetum roboris* ; les *Rubus*, *Rhamnus Frangula* et *Quercus sessiliflora* y ont la dominance.

3° La *strate herbacée et sous-arbustive* couvre en moyenne à peine la moitié du sol ; son aspect est très varié selon l'espèce dominante :

a) Facies herbacé à *Deschampsia flexuosa*, le plus fréquent et le plus riche en espèces ; un facies à *Festuca heterophylla*, très rare, présente une physionomie identique (ph. 1, pl. XXVI).

b) Facies herbacé à *Pteridium aquilinum*, dont les larges frondes tendent à éliminer les autres espèces.

c) Facies herbacé à *Molinia caerulea*, d'aspect herbeux, localisé dans les jeunes peuplements succédant à des aires déboisées, comme dans le *Quercetum roboris*. Le relevé suivant, pris dans un « bas perchis » en forêt de Balleroy (Calvados) est un exemple de ce facies :

Str. V (couv. 9/10) : *Fagus silvatica* 3.2, *Quercus sessiliflora* 1.2.

Str. II (8/10) : *Molinia caerulea* 4.4, *Vaccinium Myrtillus* 1.3, *Deschampsia flexuosa* +.

Str. I (+) : *Dicranum scoparium* +, *Hylocomium triquetrum* +.

d) Facies sous-arbustif à *Vaccinium Myrtillus*, localisé dans le Nord du Perche, comme le montre la carte fig. 19. Dans les deux

exemples ci-dessous, on remarquera la pauvreté spécifique de la strate suffrutescente-herbacée II.

1. Forêt du Perche, jeune futaie claire, plate, 200 mq. :

Str. V (couv. 8/10) : *Quercus sessiliflora* 3.3, *Fagus silvatica* 1.2.

Str. IV (1/10) : *Fagus silvatica* 1.2.

Str. III (1/10) : *Ilex aquifolium* 1.1, *Sorbus aucuparia* 1.1, *Rhamnus Frangula* +, *Fagus silvatica* +, *Juniperus communis* +.

Str. II (9/10) : *Vaccinium Myrtillus* 4.4, *Deschampsia flexuosa* 2.2, *Pteridium aquilinum* 1.1, *Molinia caerulea* 1.2, *Melampyrum pratense* +.

Str. I (5/10) : *Hylacomium triquetrum* 2.2, *H. splendens* 2.2, *Leucobryum glaucum* +, *Stereodon cupressiforme* +.

2. Forêt de la Trappe, futaie jeune sur M; 5° W. ; 200 mq. :

Str. V (couv. 8/10) : *Quercus sessiliflora* 3.3, *Fagus silvatica* +.

Str. III (+) : *Quercus sessiliflora* +.

Str. II (9/10) : *Vaccinium Myrtillus* 4.4, *Pteridium aquilinum* (1.1), *Deschampsia flexuosa* 1.1, *Molinia caerulea* 1.2.

Str. I (1/10) : *Stereodon cupressiforme* 1.3, *Dicranella heteromalla* 1.2, *Leucobryum glaucum* +, *Polytrichum formosum* +.

5° La strate muscinale est riche en espèces et peut être localement dominante ; ainsi nous avons observé dans une futaie claire de la forêt de Vibraye un facies à *Leucobryum glaucum* d'aspect très particulier.

3. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Le noyau de caractéristiques est plus abondant que dans les autres associations, bien qu'aucune ne soit exclusive. *Quercus sessiliflora*, en l'absence du *Quercion pubescentis-sessiliflorae*, est caractéristique électif et constant de l'association. *Monotropa hypopitys* et *Pirola minor* sont des caractéristiques du *Quercetum occidentale* qui ont transgressé dans les peuplements adventices de Cônifères. Les autres caractéristiques, grâce à leur souplesse écologique vis-à-vis de l'intensité lumineuse, peuvent sortir de la chênaie et même constituer des peuplements denses dans les clairières. A cette liste il convient d'ajouter *Pulmonaria angustifolia* signalé en forêt de Vibraye.

4. VARIÉTÉ APPAUVRIE DU QUERCETUM OCCIDENTALE : LA CHATAIGNERAIE.

Le Châtaignier, se reproduisant rapidement de souche et fournissant de riches cépées, est planté en taillis simple à révolution de 10 à 15 ans. Il forme de beaux peuplements sur les pentes des sables du Perche où il se présente avec le cortège floristique du *Quercetum sessiliflorae*, appauvri par une plus grande diminution de la luminosité. Le relevé suivant en est un exemple :

Bois de Voré à Regmalard ; 10° S, 100 mq. :

Str. V (1/10) : *Quercus sessiliflora* +.

Str. IV (10/10) : *Castanea vulgaris* 4.4, *Corylus avellana* +.

Str. III (+) : *Rubus fruticosus* agg. +.

Str. II (1/10) : *Convallaria maialis* 1.3, *Deschampsia flexuosa* 1.2, *Hedera Helix* (1.2), *Lonicera Periclymenum* (+), *Monotropa hypopitys* +.

Str. I (6/10) : *Scleropodium purum* 2.3, *Leucobryum glaucum* 2.2, *Thuidium tamariscinum* 1.2, *Hylocomium triquetrum* 1.2, *Dicranum majus* +, *Polytrichum formosum* +.

La strate herbacée est éparse ou absente, alors que la strate muscinale est souvent prospère, en particulier *Leucobryum glaucum* qui forme de larges dômes, comme l'a remarqué ALLORGE dans le Vexin français (1922).

5. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

C'est le *Quercetum occidentale* qui est le plus riche en espèces atlantiques, grâce à la présence de survivantes et de transfuges des associations de landes : 8 espèces, soit 14,8%. La seule espèce sub-méditerranéenne de l'association, le châtaignier, est introduite. La prospérité de la myrtille, orophyte subalpine, dans certaines chênaies du Nord du Perche imprime à celles-ci un aspect montagnard.

Le *Quercetum occidentale* constitue les chênaies siliceuses arides et dégradées du bassin de Paris, du Massif Armoricaïn (1) et d'une partie de la Grande-Bretagne ; dans la vallée de la Loire la disparition de la myrtille et l'apparition de caractéristiques comme *Asphodelus albus* et *Quercus tozza* l'acheminent vers un groupement plus méridional du Sous-secteur aquitainien. A l'Est du bassin de Paris, dans le Secteur médio-européen, le *Quercetum occidentale* est remplacé par le *Quercetum medio-europaeum* et, plus au Nord, par le *Querceto-Betuletum*.

6. QUERCETUM OCCIDENTALE ILICETOSUM

Bien que simple sous-association du *Quercetum occidentale*, ce groupement est étudié isolément par suite de son caractère important de groupement climatique final et de son intérêt économique. Il a été déjà rapidement analysé dans une note antérieure (1936).

(1) A l'ouest du Perche, le chêne pédonculé prend le pas sur le chêne sessile, surtout dans les taillis.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Le régime de la futaie à longue révolution, le plus voisin de l'état naturel, est nécessaire à l'établissement du *Q. O. Ilicetosum* ; aussi est-il rare en dehors des forêts domaniales, dont il couvre la moitié de la superficie (la forêt du Perche, très dégradée, non comprise) ; il y alterne avec le *Querceto-Fagetum*, qui occupe généralement les parties un peu déprimées, et avec des taches restreintes de l'*Alneto-Caricetum remotae* localisé au bord des ruisseaux et dans les dépressions très humides.

Par suite de la localisation même des forêts domaniales, le *Q. O. Ilicetosum* se voit surtout sur l'argile de décalcification de la craie, les sables à silex et les sables du Perche, mais il repose aussi sur les alluvions anciennes (forêt de la Trappe), sur les marnes cénomaniennes (forêt de Bellême) et turoniennes (forêt de Vibraye) lorsque la forêt déborde sur ces formations. Sa présence dans le Perche sur tous les substratums avec une composition floristique identique est un caractère de climax climatique.

2. STRATIFICATION ET FACIES.

1° La *strate arborescente supérieure* est continue et constituée par le hêtre et le chêne sessile, comme dans le *Querceto-Fagetum*, mais le chêne est ici dominant (voir fig. 21) ; nous n'y avons rencontré dans le Perche, ni le charme ni le chêne pédonculé, mais le sapin s'y voit à l'état d'individus isolés dans les forêts du Nord.

2° La *strate arborescente inférieure* est constituée par des essences d'ombre en individus très disséminés : le hêtre et le sapin, ce dernier dans le Nord.

3° La *strate arbustive* donne au sous-bois son aspect particulier, par suite de l'abondance du houx qui constitue par endroits des fourrés difficilement pénétrables (phot. 1, pl. XXVII) ; la hauteur de ces fourrés est très variable ; très bas lorsque la futaie a subi un éclaircissement et un nettoyage récents, ils atteignent plus de trois mètres lorsque l'intervention humaine est ancienne ; on observe même çà et là des houx isolés à port d'arbres atteignant 6 mètres et davantage. Les espèces les plus fréquentes après le houx, mais loin derrière celui-ci, sont le hêtre, le *Sorbus aucuparia* et les *Rubus* ; au total 9 espèces ont été rencontrées dans la strate arbustive.

4° La *strate herbacée* est la plus éparse de celles de toutes les associations silvatiques (fig. 22) ; elle est aussi la plus pauvre ;

TABLEAU 81. — *Quercetum sessiliflorae occidentalis Ilıcetosum*.

1 à 5 : forêt de Bellême ; 6, 7 : forêt de Réno ; 8 à 10 : forêt du Perche ; 11 à 13 : forêt de la Trappe ; 14 : bois de Montlondon ; 15 : forêt de Vibraye.

Bas-Maine et Basse-Normandie : 16 : forêt de Perseigne ; 17 : forêt de Balleroy.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
	plat	S 10°	S 5°	plat	W 5°	plat	plat	plat	plat	plat	plat	plat	plat	NW 30°	NW 5°	plat	plat
Exposition :	8	9	9	10	10	10	10	10	8	9	10	8	9	9	10	10	10
Pente :	+	2	+	..	..	+	1	+	1	2	+	+	+	+	..	..	..
Recouvrement (en 1/10) :	8	5	6	2	6	5	3	8	7	8	8	6	7	2	5	6	4
Strate V :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
III :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Surface en m² :	200	100	100	200	200	100	200	200	200	150	100	150	150	100	100	200	300
Substr. géologique :	M	c ₁ m	c ₅	M	e _v	M	M	e _v	M	c ₅	c ₅	M	M	M	M	x	x
CARACTÉRISTIQUES :																	
<i>Ilex aquifolium</i>	4	4	3	2	2	2	2	3	4	3	4	3	4	1	2	2	3
<i>Hylocomium triquetrum</i>	2	2	1	1	2	1	2	1	2	+	1	2	+	+	+	+	3
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	..	..	..	1	1	..	+	..	+	+	..	+	+	..	+	3
CARACTÉRISTIQUES DE L'ASSOCIATION :																	
<i>Quercus sessiliflora</i>	3	2	3	3	2	2	2	3	2	4	3	2	2	3	3	3	2
—	..	..	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	1	2	+	..
<i>Quercus sessiliflora</i> (germin.).....	..	..	+	..	..	..	..	..	..	+	..	..	..	+	..	..	..
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	1	1	3	2	1	1	1	1	2	1	2	+	1	2	2	1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	..	1	2	1	1	2	2	+	1	1	..	..	+	2	2	2	1
<i>Leucobryum glaucum</i>	..	+	1	2	..	..	+	..	..	2	3	..	..	1	2	..	..
<i>Vaccinium Myrtillus</i>	..	..	1	3	..	..	..	..	..	1	3	+	..	..	..	..	..
<i>Mespilus germanica</i>	..	..	..	..	..	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
<i>Pirola minor</i>	+	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..

Présence

CARACTÉRISTIQUES
DE L'ALLIANCE :

M	I	1 2	+	2 2	+	+	1 3	1 2	+	1 3	1 3	+	4
H	II	1 3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Ch		1 3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

COMPAGNES PRINCIPALES :

P	V	2 2	1 1	2 2	3 2	3 2	2 1	2 1	2 2	1 1	1 1	+	5
	IV	+	1 1	+	+	+	1 1	+	1 2	+	+	+	4
	III	+	1 2	1 1	+	2 2	1 1	1 1	+	2 3	+	+	5
Ch	I		+	+	+	+	1 1	+	+	1 1	+	+	2
P	II	1 2	1 1	+	+	1 2	2 2	1 1	1 2	1 1	1 2	1 1	5
	III	+	+	+	+	1 2	+	1 1	1 2	+	+	+	3
M	I	+	+	+	+	+	1 3	+	1 1	2 3	+	+	2
P	V	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
	IV	+	+	+	+	+	+	+	+	1 1	+	+	
	III	+	+	+	+	+	+	+	+	1 2	+	+	
H	II	+	1 1	1 1	1 1	+	+	+	+	+	+	+	
		+	+	+	+	+	+	+	+	1 3	+	+	
Grh		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Observés une fois : II (11) *Digitalis purpurea* (16), *Melica uniflora* (12), *Deschampsia caespitosa* (12), *Molinia caerulea* (10); Grh (11) *Neottia nidus-avis* (2), *Asperula odorata* (6); M (1) *Dicranella heteromalla* (2), *Mnium hornum* (8), *Scleropodium purum* (15), *Sterodon cupressiforme* (2), *Hylacomium splendens* (14).

20 espèces (avec *Calluna vulgaris* et *Maianthemum bifolium*, très rares, non compris dans notre tableau) contre 38 dans le *Quercetum occidentale* typique. Trois d'entre elles sont constantes : *Pteridium aquilinum*, *Hedera Helix* et *Deschampsia flexuosa*, mais sont ici de faible sociabilité et demeurent toujours éparses. On observe parfois, dans les futaies trop éclaircies ou au voisinage de leur lisière, un facies de dégradation à *Vaccinium Myrtillus*.

5° La *strate muscinale*, également très discontinue, émerge de la litière en plages peu étendues ; *Hylocomium* y est constant.

La valeur relative des strates du *Quercetum Ilicetosum* et du *Querceto-Fagetum* voisins est très différente et donne aux deux groupements un aspect bien particulier ; le premier comporte un sous-bois arbustif où la litière est largement apparente entre les herbes et les mousses éparses, tandis que le second présente une strate herbacée dense masquant le sol et surmontée de rares arbustes.

3. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Comme le montre le tableau 81, trois espèces sont caractéristiques : *Ilex aquifolium*, très rare en dehors du *Quercion*, est électif ; *Sorbus aucuparia* et *Hylocomium triquetrum*, présents dans plusieurs autres groupements silvatiques, sont seulement préférants. Sur les 9 caractéristiques du *Quercetum occidentale* typique, 7 se retrouvent ici, bien que plus rares. Parmi les espèces compagnes, on trouve des caractéristiques du *Fagion* qui sont les reliques d'un stade de *Querceto-Fagetum* antérieur.

4. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

Le groupement climatique est, parmi les groupements de chèneaie, celui qui possède le caractère atlantique le moins marqué : on y trouve seulement en effet une caractéristique d'alliance et une compagne atlantiques, soit 6,9%. L'état de futaie amène une modification plus profonde du climat régional que celui de taillis, comme nous le verrons plus loin, et crée un microclimat qui se rapproche beaucoup de celui des futaies d'autres territoires, ce qui diminue l'influence du climat régional ; peut-être est-ce la raison du faible caractère occidental du *Quercetum Ilicetosum*. Il faut cependant remarquer que le houx, espèce « pseudo-atlantique » ayant son maximum de vitalité dans les territoires de climat subocéanique (voir BRAUN-BLANQUET, 1923), donné par son abondance un cachet atlantique à notre association climatique.

La présence, quoique rare, de stirpes boréo-montagnards dans le climax du Nord du Perche (*Maianthemum bifolium*, *Pirola minor*, *Vaccinium Myrtillus*, *Abies alba*) est à souligner.

Nous avons reconnu cette association sur les massifs primaires élevés du Bas-Maine et de la Basse-Normandie où elle semble avoir le caractère climatique. Nous l'avons aussi reconnue dans les forêts de Balleroy, de Grimbosq et de Cinglais voisines du Bessin et de la campagne de Caen, à une altitude de 100 à 140 m., mais sa valeur de climax n'y est nullement démontrée.

Le *Querceto-Ilicetum* décrit par TÜXEN dans l'Allemagne du Nord-Ouest où il constitue le groupement climatique de la région des collines d'Osnabrück, et ramené par BRAUN-BLANQUET au rang de sous-association du *Querceto-Betuletum*, est le correspondant boréo-atlantique de notre sous-association.

B. SYNÉCOLOGIE

DES ASSOCIATIONS SILVATIQUES MÉSOPHILES

Le bioclimat créé par les strates supérieures de végétation diffère assez peu, dans ses grandes lignes, selon les associations pour que nous étudions ses divers facteurs dans leur ensemble ; il n'en est pas de même des facteurs édaphiques, dont nous entreprendrons successivement l'étude dans chaque groupement.

1. FACTEURS MICROCLIMATIQUES

1. LUMINOSITÉ.

Le sapin mis à part, les essences de nos associations silvatiques sont à feuilles caduques. Le climat lumineux présente de ce fait deux phases nettement différentes.

a) Phase de repos :

1° *Variations selon l'essence et l'état d'exploitation* : la seule ombre produite pendant la phase hivernale de repos ou « phase de lumière » étant celle des troncs et des branches, celle-ci est faible et la nature de l'essence comme le mode d'exploitation sont sans influence notable : de nombreuses mesures prises sous les diverses associations nous ont montré une intensité lumineuse relative variant

entre 50 et 86% de celle de l'extérieur, avec une moyenne de 62%. Seule la présence d'essences toujours vertes amène localement des modifications à ces observations. Ainsi le sapin, même en massifs restreints, forme un écran épais; nous avons noté sous un bouquet de sapins de 2 mètres sous un *Querceto-Carpinetum* une réduction de la luminosité à 17%. La strate de houx du *Quercetum Illicitosum* réduit à son ombre la luminosité à 35-49%.

2° Les *variations topographiques*, par les différences d'exposition, provoquent des variations de la luminosité et de la durée d'insolation.

3° *Variations quotidiennes* : la marche journalière de l'éclairement a été suivie sous une futaie de *Querceto-Carpinetum* par une journée de type anticyclonique, avec stratus uniforme translucide jusqu'à 14 h., puis ciel pur; le résultat est illustré fig. 24. Si la luminosité sous bois passe par un maximum absolu à 14 h. 30, elle passe aussi à ce moment par un maximum proportionnellement à la luminosité en découvert, comme le montrent les rapports successifs enregistrés :

heure :	9.45	11.15	12.55	13.30	14.30	15.30	16.30	17.30
lumin. en sous-bois lumin. à l'extérieur	0,50	0,53	0,55	0,58	0,66	0,65	0,65	0,55

Ce maximum relatif est dû à ce que les rayons solaires traversent moins obliquement au milieu de la journée les strates arborescente et arbustive, et arrivent par conséquent plus abondants jusqu'au sol.

b) *Phase d'assimilation* :

1° *Variations selon les essences et l'état d'exploitation* : la quantité de lumière interceptée pendant cette période par les strates arborescentes varie beaucoup selon les essences : le chêne pédonculé, au feuillage irrégulièrement réparti laissant de nombreux vides, les bouleaux et le frêne, par la faible dimension et le limbe très oblique de leurs feuilles, ne forment qu'un couvert très léger; le hêtre, le noisetier, le charme ont un feuillage plus imperméable à la lumière; le hêtre en particulier, avec ses feuilles « transversalement géotropiques » disposées en mosaïque sur de nombreux rameaux latéraux courts, est très opaque. Les mesures suivantes prises dans la phyllosphère de plusieurs de ces essences en buissons isolés hauts de 2 m. dans une lande (27-VII-36, 12.45 à 12.55), montrent ces différences :

Betula verrucosa : 30,3% *Quercus sessiliflora* : 23,2%

Quercus pedunculata : 26,5 *Fagus silvatica* : 5,6

Si l'on considère ces essences en massifs denses, les résultats suivants ont été obtenus :

1. taillis de *Carpinus Betulus* (16 mesures) : 2,5 à 7,9, moy. 4,5%
2. hautes futaies de *Fagus silvatica* et *Quercus sessiliflora* (20 mes.) : 3,0 à 6,8, moy. 4,6% ;
3. taillis de *Corylus avellana* (8 mes.) : 3,2 à 7,5, moy. 5,1% ;
4. taillis de châtaignier (1 mes.) : 5,4% ;

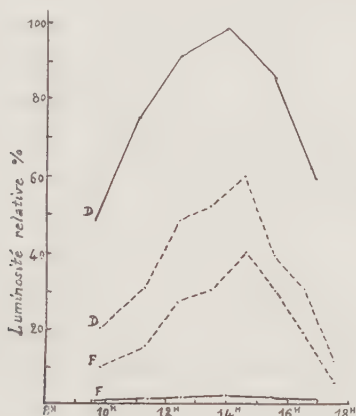


Fig. 24. — Marche de la luminosité sous un bois de *Fagus* et *Carpinus* (F) et en découvert (D) en phase de lumière (---) et en phase d'ombre (—).

5. taillis de *Quercus sessiliflora* (12 mes.) : 11,0 à 25%, moy. 15,4% ;

6. taillis de *Quercus robur* (4 mes.) : 12,2 à 28,5, moy. 19,0%.
Des éclaircies amènent naturellement une augmentation de la luminosité.

2° *Variations verticales de l'éclaircissement* : nous n'avons traité jusqu'ici que de la réduction de la luminosité par la strate supérieure. Les strates successives agissent comme des filtres qui réduisent de plus en plus la lumière depuis la strate arborescente supérieure jusqu'à la strate muscinale. Ainsi la présence dans les futaies d'une strate inférieure dense de hêtre en sous-étage amène une très forte réduction de la luminosité ; celle-ci est réduite dans certains cas jusqu'à moins de 1%. La strate arbustive produit un effet iden-

tique ; dans l'association climatique, les peuplements de houx réduisent presque de moitié l'éclairement à la surface du sol ; dans un *Querceto-Carpinetum* à strate arbustive dense, nous avons noté 3,7% au-dessus de celle-ci et 2,2% au-dessous. La strate herbacée-suffrutescente réduit à son tour l'éclairement, comme le montrent les exemples suivants :

Querceto-Fagetum (15-VII-35, 10.50) : 3,5 % au-dessus d'un peuplement dense d'*Asperula odorata*, 2,6 au-dessous parmi *Oxalis*.

Idem : 4,8 % au-dessus d'un peuplement de *Circaea lutetiana*, 1,2 au-dessous sur sol nu.

Quercetum occidentale (27-VII-36, 12.45) : 15,4 % au-dessus d'une touffe de *Vaccinium Myrtillus*, 8,4 au-dessous parmi *Stereodon cupressiforme*.

3^o *Variations latérales dans un même groupement* : les différences dans la nature des essences et dans l'arrangement et la densité des strates provoquent, comme nous venons de le voir, des variations notables d'un point à un autre. Si l'on ajoute à cela que par temps ensoleillé les plages éclairées directement par les radiations solaires sont plus ou moins nombreuses et se déplacent constamment, on aura une idée de la complexité des variations lumineuses dans les associations silvatiques (voir aussi SALISBURY, 1936).

4^o *Variations quotidiennes* : nous avons suivi, par une journée de type anticyclonique avec ciel pur, les variations de l'éclairement au même point du *Querceto-Carpinetum* où nous les avons suivies pendant la phase de lumière, le résultat étant concrétisé sur le même graphique fig. 24. On note à 14 heures un minimum relatif, comme le montrent les rapports suivants :

heure :	9.30	11.0	12.30	14.0	15.30	17.0
lumin. sous-bois						
lumin. à l'extérieur :	0,029	0,027	0,02	0,02	0,025	0,03

Même observation a été faite par HAGÈNE dans les bois couverts à *Carpinus* et *Corylus* des environs de Dijon (1931). D'autres observations faites par nous dans des futaies de hêtres ont donné un résultat identique ; ce fait est dû à ce que les feuilles horizontales et aphototropiques du hêtre laissent passer d'autant plus de rayons lumineux qu'elles se présentent davantage par leur tranche, ce qui arrive lorsque les rayons sont plus obliques.

c) *Phases intermédiaires* :

1^o *Phase printanière de pousse des feuilles* : d'après des observations faites pendant trois ans dans le Nord du Perche (1934-35-36),

l'époque de la feuillaison moyenne est la suivante pour les diverses essences arborescentes :

TABLEAU 82. — *Durée de la feuillaison de diverses essences arborescentes.*

	10 avril	15	20	25	30	5 mai	10	15	20	25	30
<i>Fagus silvatica</i> (futaie)											
<i>Carpinus Betulus</i> (taillis)											
<i>Corylus avellana</i> (taillis)											
<i>Betula pubescens</i> et <i>verrucosa</i>											
<i>Acer pseudo-platanus</i> (futaie)											
<i>Fraxinus excelsior</i> (futaie)											
<i>Quercus pedunculata</i> et <i>sessiliflora</i> (futaie)											

Pour une essence donnée, la feuillaison est d'autant plus précoce que l'arbre est moins élevé ; ainsi les hêtres en sous-étage dans les futaies de chênes et hêtres voient éclater leurs bourgeons au moins huit jours avant ceux de la futaie. La feuillaison des essences arbustives est également plus précoce en général :

TABLEAU 83. — *Durée de feuillaison de diverses essences arbustives.*

	1 avril	5	10	15	20	25	30	5 mai	10
<i>Cerasus avium</i>									
<i>Ligustrum vulgare</i>									
<i>Viburnum Lantana</i>									
<i>Crataegus monogyna</i>									
<i>Cornus sanguinea</i>									
<i>Sorbus aucuparia</i>									

Ces dates varient d'une année à l'autre selon les conditions météorologiques du printemps. Elles varient aussi avec l'exposition, l'état isolé ou en massif, et peut-être avec les conditions édaphiques plus ou moins favorables.

2^o *Phase automnale de chute des feuilles* : la chute des feuilles se produit à des dates plus variables encore ; l'influence des premières gelées et des vents violents est prépondérante. Toutes les essences perdent leurs feuilles environ à la même époque, à l'exception des chênes, chêne pédonculé en particulier, dont les feuilles sont marcescentes. Cette phase de chute des feuilles a une importance bien moins grande dans l'écologie des plantes des strates inférieures que la phase de feuillaison.

d) *Influence du microclimat lumineux sur la végétation silvatique* : La lumière joue un rôle essentiel dans le métabolisme végétal ; étant au voisinage de son minimum dans les strates inférieures des associations silvatiques, elle y a la plus grande influence, conformément à la loi des « effets relatifs » ; c'est pourquoi nous venons d'analyser ses variations en détail.

D'après leurs exigences lumineuses, nous pouvons classer les espèces des associations silvatiques en plusieurs catégories :

1^o *Les héliophytes exclusives*, n'ayant pas le pouvoir de s'adapter à des intensités lumineuses réduites, en particulier à cause de leur incapacité de former des « feuilles d'ombre » ; ce sont : a) des essences de la strate arborescente supérieure comme le frêne et les deux bouleaux, *Betula verrucosa* en particulier (voir WIESNER, 1907), qui sont éliminés des strates inférieures des groupements trop ombragés ; b) des espèces herbacées à assimilation vernale, dont le cycle de vie active s'accomplit pendant la phase de lumière : *Isopyrum thalictroïdes*, *Anemone nemorosa*, *Ficaria verna*, *Endymion nutans*, etc.

2^o les *héliophytes préférantes*, appelées aussi « ombrophiles facultatives », sont des formes de lumière phénotypiques pouvant supporter une ombre plus ou moins forte par suite d'adaptations dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer ; ce sont la plupart des arbustes du sous-bois et une partie de la végétation herbacée, dont la fertilité est réduite ou supprimée. Les chênes sessile et pédonculé sont des héliophytes préférantes : nous n'avons jamais observé le premier sous des intensités inférieures à 3,8%.

3^o les *sciophytes préférantes*, ayant leur maximum de vitalité dans les associations silvatiques, sont plus difficiles à distinguer par la seule observation ; leur rareté hors des groupements silvatiques peut être due à une toute autre cause, comme la compétition plus

intense. Quelques arbres et arbustes, comme les *Daphne*, *Ilex*, *Fagus*, *Abies* sont à ranger dans ce groupe. Ces deux dernières essences croissent en effet difficilement isolées dans des groupements découverts, encore que la raison en soit peut-être plutôt dans la sécheresse périodique de l'air que dans une action directe de la forte radiation lumineuse. Le hêtre réclame pour assimiler, d'après WIESNER (1907), une intensité lumineuse minimum de $1/60$ à $1/80$, soit 1,66 à 1,25 % ; nous avons observé des germinations et de jeunes plants jusque dans les futaies les plus obscures, sous un éclaircissement réduit à moins de 1,5 %. Le comportement différent des essences vis-à-vis de la luminosité a une grande importance dans l'évolution des groupements silvatiques.

4^o les *sciophytes exclusives*, ou « ombrophiles obligatoires », ne formant que des « feuilles d'ombre », ne sortent pas des associations silvatiques ; ce sont certaines Phanérogames herbacées (*Oxalis*, *Circaea*, *Veronica montana*) et des Muscinées.

On voit que les espèces des associations silvatiques deviennent plus strictement sciophiles des strates supérieures aux inférieures. Les strates inférieures étant le plus sensibles aux variations de luminosité, ce facteur joue un rôle essentiel dans la localisation des associations.

Le *Querceto-Carpinetum* s'observe bien développé sous des intensités lumineuses de 2 à 14 % pendant la phase d'ombre ; au-dessous de ce minimum, le tapis herbacé se clairsème considérablement ; ainsi sous un taillis dense de charmes où la luminosité est réduite à 1 % environ, nous avons observé seulement quelques *Neottia*, *Oxalis* et *Hedera Helix*. ADAMSON (1912) et SALISBURY (1916) ont noté dans des bois de *Corylus-Fraxinus* et de *Quercus sessiliflora-Carpinus* se rattachant à notre *Querceto-Carpinetum* des intensités lumineuses comparables aux nôtres. Quant aux mesures faites par QUANTIN dans le Jura méridional (1935) à l'aide d'une cellule photo-électrique et d'un posophotomètre à lampe Filmograph, elles ne peuvent être comparées directement aux nôtres ; elles n'ont été prises en outre que par temps ensoleillé, si bien qu'elles ne donnent une idée du microclimat lumineux des associations silvatiques que pour ce type de temps.

Le *Q.C. calcarosum* ne se voit que dans les parties assez claires des taillis de coudriers ; 6 mesures nous ont indiqué un éclaircissement

de 5,5 à 7,8%. Les caractéristiques de ce groupement ont un minimum lumineux assez élevé et se localisent parfois à la lisière et dans les clairières des bois lorsque l'ombre y est trop forte. Le couvert du chêne pubescent, beaucoup plus léger que celui du coudrier, leur est bien plus favorable.

La luminosité dans les futaies du *Querceto-Fagetum* de développement optimum est de 3,0 à 7,5% ; la végétation des strates inférieures est sciophile ; ce n'est que dans les parties éclaircies qu'apparaissent des espèces héliophiles comme *Lampsana communis*, *Betonica officinalis*, etc. Lorsque la présence d'un sous-étage de hêtre amène une réduction de la luminosité jusqu'à 1%, la végétation se réduit à de rares *Oxalis*, *Hedera*, *Rubus*, *Ruscus* et *Fagus*. Dans les hêtraies du Sud de la Scandinavie, BERTIL LINDQUIST (1931) mesura les intensités lumineuses relatives au moyen du photomètre EDER-HECHT dans de nombreux facies herbacés dont beaucoup sont ceux de notre *Querceto-Fagetum* : dans les hêtraies à strate arborescente intacte, l'éclairement est réduit à 1-2%, tandis qu'il s'élève à 10% dans les parties fortement éclaircies ; ces résultats sont identiques aux nôtres.

Nous avons noté dans le *Quercetum roboris* de grandes variations de la luminosité ; de 12,2 à 40% dans une futaie éclaircie ; la luminosité relativement élevée, même sous une strate arborescente dense, est due, comme nous l'avons vu, au chêne pédonculé ; la conséquence en est la présence de nombreuses espèces hygrophiles typiquement héliophytes. Le facies à *Molinia* que nous avons décrit est lié à des intensités lumineuses assez fortes ; dès que la strate arborescente s'épaissit, la molinie se raréfie (comparer les rel. 6, 7, 8, tabl. 78).

Les mesures prises dans le *Querceto-Holcetum* nous ont montré, au niveau de la strate herbacée, une luminosité variant de 13,5% (rel. 5, tabl. 79) à 93,5% (rel. 7) : c'est l'association la moins sciophile de nos associations silvatiques. Dès que la luminosité en phase d'ombre descend à moins de 12%, l'espèce caractéristique-dominante, *Holcus lanatus*, qui cesse déjà de fleurir à une luminosité bien supérieure, disparaît presque sans transition ; lorsque le charme apparaît dans l'association, provoquant une ombre plus accentuée, la végétation du *Querceto-Holcetum mollis* est remplacée par un fragment de *Querceto-Carpinetum* appauvri ; il est difficile de savoir dans quelle mesure la réduction de la luminosité par le charme provoque

ce contraste, car cette essence modifie aussi l'humidité et les caractères physico-chimiques du sol, comme nous le verrons plus loin.

L'éclairement dans le *Quercetum occidentale* oscille, d'après nos mesures, entre 10 et 28%, avec moyenne de 16,5% ; l'éclairement est donc plus faible et surtout beaucoup moins variable que dans le groupement précédent. Les espèces des strates inférieures sont des héliophytes et des sciophytes facultatives ; au premier groupe appartiennent les espèces des landes, *Calluna* et *Sarothamnus*, cette dernière périssant presque toujours très rapidement ; au second appartiennent les caractéristiques, susceptibles de survivre dans les coupes et même d'y constituer des peuplements ; *Vaccinium Myrtillus* fait exception : ce sous-arbrisseau périt sous notre climat dans les stations découvertes comme dans les stations trop ombragées ; il fleurit et fructifie, d'après nos mesures, jusqu'à un minimum de 22% environ au-dessous duquel il végète et se raréfie pour disparaître vers 10% : on peut qualifier cette espèce de *mésosciophyte*.

Lorsque le chêne sessile constitue une futaie dense dans laquelle entre le hêtre, la diminution sensible de l'éclairement amène dans la végétation une sélection qui conduit le *Quercetum occidentale* à la sous-association *Ilicetosum*. Nos mesures dans ce groupement climatique oscillent entre 3,0 et 6,6%, avec moyenne de 4,6%. Sous des éclaircissements plus réduits par la présence d'un sous-étage dense de hêtres ou de sapins, l'ensemble spécifique de la sous-association s'appauvrit encore et se réduit à quelques pieds de houx et de lierre. La myrtille et même la callune n'apparaissent que dans les parties éclaircies et aux lisières.

Nous faisons, pour conclure, les importantes remarques suivantes :

1^o la richesse spécifique des associations est d'autant moins grande dans leurs strates inférieures que la luminosité y est plus réduite, toutes autres conditions égales d'ailleurs ; ainsi le *Quercetum occidentale* possède 52 espèces dans sa strate herbacée et muscinale tandis que sa sous-association *Ilicetosum*, plus sciophile, n'en possède que 28 ;

2^o plus l'association est sciophile, plus son amplitude lumineuse devient faible ; ce fait est en rapport avec la loi des effets relatifs énoncée par LUNDEGARDH à propos de recherches auto-écologiques, à savoir que la plus grande influence relative d'un facteur donné

sur la végétation se produit lorsque celui-ci est au voisinage de son minimum.

2. TEMPÉRATURE DU SOL.

Comme la luminosité, la température du sol dans les associations silvatiques est sous la dépendance étroite de la densité du

TABLEAU 84. — *Stratification de la température diurne du sol.*

	PHASE DE LUMIÈRE					
	1	2	3	4	5	6
Association :	QC (1)	QC	QI	QI	QI	QI
Relevé :	6	3	11	1	1	1
Date :	15-iv-35	15-iv-35	8-ii-35	13-iv-35	13-iv-35	13-iv-35
Heure :	15.05	14.0	11.10	8.20	10.0	14.20
Insolation (2) :	c	c	s	s	s	s
5 cm.	13,1	14,5	— 2,4	8,0	9,4	11,2
sous la litière	11,3	11,9	+ 4,0	..	9,8	12,0
— 5 cm. (3)	..	..	..	7,3	8,6	10,3
— 7 cm. 5	..	..	..	7,8	..	9,5
— 10 cm.	..	..	..	7,8	..	..

	PHASE D'OMBRE					
	7	8	9	10	11	12
Association :	QI	Qo	QH	QH	Qo	QI
Relevé :	14	..	13	6	5	..
Date :	30-iv-35	31-vii-35	27-vii-36	27-vii-36	25-vii-36	25-vii-36
Heure :	12.0	8.50	18.50	15.15	12.0	12.0
Insolation (2) :	s	s	c	s/c	s	s
5 cm.	25,2	13,1	14,8	18,1	17,8	17,3
sous la litière	..	11,2	14,0	15,5	15,6	14,0
— 5 cm. (3)	16,6	..	..	..	..	..

(1) Abréviations des associations.
(2) c : temps couvert ; s : temps ensoleillé.
(3) A partir de la surface de la litière.

couvert et, à un degré moindre, de la composition physique du sol et de l'exposition ; on observe donc de nombreuses variations, en un même moment, d'un point à un autre, tant verticalement que latéralement. Quant aux variations dans le temps, ce sont des variations journalières, dictées par les conditions atmosphériques du

moment, et des variations annuelles ; ces dernières comprennent deux périodes distinctes dues à l'état de repos (phase de lumière) ou d'activité (phase d'ombre) de la végétation.

a) *Influence de la végétation* : l'échauffement diurne et le refroidissement nocturne du sol sont en rapport inverse de la densité du couvert.

1^o Pendant la *phase de lumière*, le couvert léger laisse passer en jour l'énergie calorifique solaire qui est emmagasinée par le sol. Il en résulte un échauffement diurne du sol supérieur à celui de l'air en surface par temps ensoleillé, comme le montrent les mesures 3, 5, 6 du tableau 84. Par temps couvert (mes. 1 et 2) ou à l'abri de végétaux toujours verts comme le houx et surtout le sapin, les maxima sont beaucoup moins élevés et restent inférieurs à ceux de l'air.

Les pertes calorifiques par rayonnement nocturne sont peu entravées par le couvert léger en cette période, mais cependant davantage qu'en terrain découvert, où l'on remarque souvent des condensations de rosée ou de gelée blanche alors qu'elles sont beaucoup plus rares sur les sols boisés. De même, en période de gelée, le sol boisé gèle plus tardivement et plus superficiellement que le sol découvert. Ces variations thermiques vont en effet en s'atténuant avec la profondeur, comme le montre le tableau 84 ainsi que le graphique journalier (fig. 25), où les abaissements brusques de température à l'arrivée des grains successifs se traduisent par des variations de 1^o seulement à 2 cm. dans la litière et ne se font plus sentir à 6 cm. ; le même graphique montre aussi le retard subi par les variations avec la profondeur, le maximum étant atteint à 14 h. 10 à 2 cm. et à 15 h. 50 seulement à 6 cm. de profondeur.

2^o Pendant la *phase d'ombre*, le climat thermique du sol varie davantage par suite de la plus grande variété dans l'intensité du couvert. Les parties claires du *Querceto-Holcetum*, largement ensoleillées par temps clair, se rapprochent beaucoup par le climat thermique du sol de celui de la période hivernale. Par contre, les groupements les plus ombragés sont soumis à un régime très différent. Par suite de l'écran formé par la végétation, la température du sol reste inférieure le jour et supérieure la nuit à celle de l'air, comme le montrent le tableau 84 pour le jour et les minima suivants pour la nuit :

1. *Quercetum Illicosum* (31-VII-35) : air à 1 cm., 6°,2 ; litière à 3 cm., 10°,8.

2. *Idem*, rel. 10 (3-VIII-35) : air à 1 cm., 9°,2 ; litière à 3 cm., 11°,1 ;

3. *Querceto-Holcetum*, rel. 3 (27-VII-36) : air à 2 cm., 10°,4 ; litière à 3 cm., 11°,8.

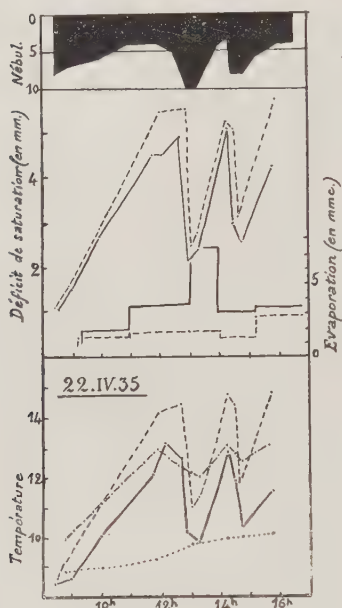


Fig. 25. — Marche diurne de la température, du déficit de saturation et de l'évaporation en phase de lumière dans le *Quercetum Illicosum*:

— air à 150 cm. en découvert ; ---- sous bois à 5 cm. dans l'air ; — · — · sous bois à 2 cm. sous la litière ; sous bois à 6 cm. sous la litière.

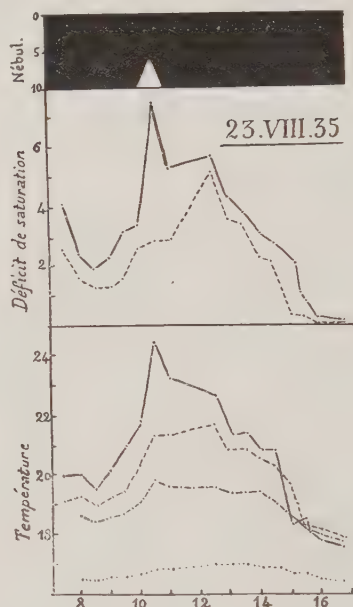


Fig. 26. — Marche diurne de la température et du déficit de saturation en phase d'ombre dans le *Quercetum Illicosum* :

— air à 150 cm. en découvert ; ---- sous bois à 5 cm. dans l'air ; — · — · sous bois à 2 cm. sous la litière ; sous bois à 6 cm. sous la litière.

Ces variations atténuées sont également retardées, comme le montre le graphique fig. 26.

b) *Influence de l'exposition* : cette influence va s'atténuant lorsque le couvert augmente. Très importante dans les pelouses discontinues, elle devient accessoire dans les associations silvatiques, à couvert dense, surtout pendant la phase d'ombre : le phytoclimat prend le pas sur le physioclimat.

c) *Influence de la constitution physique du substratum* : lorsque le sol est recouvert d'une litière, celle-ci s'échauffe rapidement en surface lorsqu'elle est exposée au soleil, mais protège le sol au dessous. Lorsque le sol est constitué en surface par de l'humus pur, celui-ci, toujours très riche en eau, s'échauffe lentement, tandis que le sol riche en surface en constituants minéraux s'échauffe plus vite. Or les associations de chênaie acide présentent le plus souvent une litière persistante et une couche superficielle d'humus pur entravant l'échauffement ; peut-être est-ce là la cause de l'absence de l'élément subméditerranéen dans ces associations à sol froid.

d) *Comparaison entre les associations* : de la comparaison des observations faites ci-dessus avec celles des groupements étudiés précédemment, il résulte que le microclimat thermique du sol des associations silvatiques rappelle en phase de lumière celui des groupements découverts, mais s'en distingue en phase d'ombre par une température moyenne inférieure et des variations moins considérables. Le graphique fig. 27 oppose la grande uniformité de température de plusieurs groupements silvatiques aux fortes variations de celle d'une pelouse xérophile sableuse ; malgré une forte nébulosité (par nuages translucides il est vrai), l'écart atteint 21° au voisinage de la surface du sol. Le tableau suivant également montre le caractère plus sténotherme des associations silvatiques par rapport aux associations de lande ; parmi les premières, c'est le groupement climatique qui voit son sol s'échauffer le moins par suite de son couvert plus dense.

TABLEAU 85. — *Marche journalière de la température du sol dans quelques associations.*

26.VII.35, nébul. moyenne 6/10.

PROF.	ASSOCIATIONS	9 h. 0	10.0	11.0	12.0	13.30	15.0	16.30	17.50
1 cm.	<i>Cladonietum ericetorum</i>	18,5	23,8	23,2	28,2	24,3	24,5	19,5	. .
2 cm.	<i>Querceto - Holceto</i>	14,0	14,2	15,2	16,3	16,0	16,0	15,1	14,2
2 cm.	<i>Quercetum occidentale</i>	14,1	14,1	15,0	15,6	14,5	15,0	14,4	13,8
2 cm.	<i>Quercetum Ilicetosum</i>	13,3	13,4	13,5	14,0	13,7	13,9	13,3	13,2

Les quelques résultats précis obtenus dans d'autres territoires relativement à la mesure de la température du sol sont très concordants avec les nôtres. Les mesures faites par FIRBAS en Europe centrale (1927) dans des chênaies et des hêtraies pendant les phases d'ombre et de lumière montrent bien l'échauffement du sol dans ses parties exposées au soleil (jusqu'à 23° de plus que dans l'air sus-jacent) et l'abaissement de la température diurne avec la profondeur.

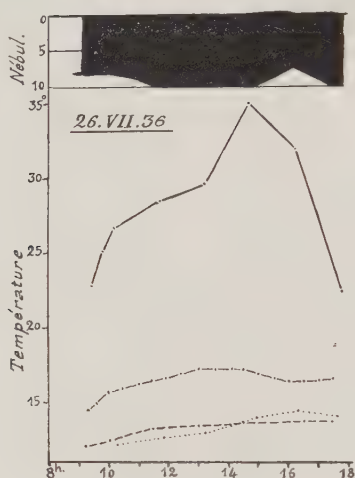


Fig. 27. — Marche diurne de la température du sol à 1 cm. de profondeur dans diverses associations en phase d'ombre :

— sable nu d'une pelouse xérophile ; *Quercetum Ilicetosum* ; - - - - Aulnaie (*Alneto-Macrophorbietum*) ; — — — — air à 150 cm. sur la pelouse xérophile.

Le même écologiste montra en 1931 que l'échauffement du sol d'une association silvatique (à *Betula-Vaccinium*) à 1 cm. de profondeur est sensiblement moindre que celui des Sphaignes d'une tourbière. Le même auteur donne enfin des résultats de HOMÉN montrant clairement que la moyenne thermique du sol est plus basse et ses variations beaucoup moins accentuées sous une chênaie que dans du sable ou de la tourbe nus. Les mesures de HAGÈNE (1931) aux environs de Dijon dans des bois couverts à *Carpinus* et *Corylus* sont comparables aux nôtres. En Amérique du Nord, DODGE et AIKMAN (1932), comparant de longues séries de mesures de température dans

un sol de culture nu et sous un bois de *Tilia americana* et *Acer saccharum*, notèrent des fluctuations plus importantes et un nombre de jours de gelée presque triple dans le sol nu que dans la forêt.

e) *Influence de la température du sol sur la végétation* : si les racines profondes des espèces arborescentes et arbustives sont soumises à de faibles variations thermiques, il n'en est pas de même de celles de la strate herbacée qui sont localisées à la surface du sol. Les variations thermiques extrêmes sont cependant beaucoup moins importantes que dans les groupements découverts ; le sol étant beaucoup plus rarement gelé, les plantes peuvent y puiser de l'eau presque constamment ; par contre, l'échauffement printanier du sol étant plus lent, les exigences thermiques des plantes doivent être restreintes. La végétation prévernale accomplissant son cycle végétatif en phase de lumière est sous de meilleures conditions thermiques que la végétation estivale, d'autant plus qu'elle est localisée dans les associations à sol sans litière persistante et sans couche superficielle d'humus pur, donc moins froid.

TABLEAU 86. — *Stratification thermique de l'air en phase de lumière.*

Futaie de *Querceto-Carpinetum* à Cussy (Calvados).

	23-IV-36			24-IV			25-IV		
	m (1)	M	17.30	m	M	18.0	m	M	18.0
2 m....	— 1,2	6,4	5,0	3,2	14,1	12,0	9,3	16,8	15,6
5 cm...	— 1,0	6,9	6,2	5,4	12,4	11,2	8,6	15,2	14,1

	30-IV					I-V		
	m	10.0	13.0	M	18.0	m	M	18.0
2 m.....	7,0	11,0	12,3	13,0	11,0	3,8	11,2	8,7
5 cm.....	6,4	13,3	14,5	17,5	10,9	3,3	12,0	9,3

(1) m. minimum ; M. maximum de température

(1) m, minimum ; M, maximum de température.

3. TEMPÉRATURE DE L'AIR.

Le comportement thermique de l'air sous les associations silvatiques est sous la dépendance directe de l'intensité du couvert et, surtout dans les couches basses, de la température du sol. Ses variations dans le temps comme dans l'espace sont parallèles à cette dernière. Bien que les variations thermiques du sol soient moindres qu'en découvert, la stratification de la température de l'air à son voisinage y est souvent plus nette et plus stable, à cause du calme plus grand de l'atmosphère.

a) *Influence de la végétation :*

1^o *Phase de lumière* : par temps ensoleillé, le sol subissant en cette phase un échauffement notable, l'air à son contact s'échauffe également ; par contre, au cours des journées couvertes, le sol demeurant froid, les maxima les moins élevés peuvent être enregistrés à son voisinage immédiat. Les minima nocturnes vont de même en s'élevant ou en s'abaissant vers le sol selon que le ciel est couvert ou découvert. Aussi observe-t-on en phase de lumière deux types de stratification thermique, présentant tous deux une inversion journalière de température et dont les mesures du tableau 86 donnent des exemples :

1^o par temps clair, température au sol plus haute de jour et plus basse de nuit (ex. : 30-IV, 1-V) ;

2^o par temps couvert, température au sol plus basse de jour et plus haute de nuit (ex. : 24-IV).

On observe des jours sans inversion de température formant transition entre les deux types ci-dessus, avec une température constamment supérieure (23-IV) ou inférieure au contact du sol (25-IV).

La présence locale d'une strate de végétation conservant ses organes assimilateurs en phase de lumière joue un rôle protecteur identique à celui d'un ciel couvert. Ainsi la végétation prévernale herbacée du *Querceto-Carpinetum* diminue l'amplitude des variations thermiques de l'air sous-jacent lorsqu'elle atteint une certaine densité comme le montrent les mesures suivantes :

TABLEAU 87. — *Influence de la végétation sur la stratification thermique de l'air en période de lumière.*

	2-V-36			3-V-36		
	m	M	18.0	m	M	18.0
2 m.....	. .	. .	7,5	. .	. .	10,8
5 cm., sur un peuplement de Ficaria	5,1	12,0	8,0	4,6	13,1	11,0
1 cm., sous les feuilles de Ficaria	7,2	11,7	9,4	7,4	12,8	11,9

2° *Phase d'ombre* : le rôle régulateur joué en période de lumière par la végétation s'accroît en période d'ombre. C'est dans les groupements les plus ombragés que l'air subit les plus faibles variations ; ainsi y observe-t-on une inversion journalière de température

TABLEAU 88. — *Températures minima de l'air à différents niveaux en phase d'ombre.*

HAUTEUR	Q.C. (1)	Q.C. calc.	Q.I.	Q.I.	Q.o.
	17-VII-36	28-VII-36	3-VIII-35	31-VII-35	6-VIII-35
2 m.	17°9	13,4	9,0	6,1	14,7
5 cm.	18,6	13,6	. .	. .	12,7
1 cm.	. .	. .	9,3	6,2	. .

(1) Initiales des associations silvatiques.

identique à celle de la période de lumière par temps couvert : minima plus élevés et maxima plus bas au contact du sol. Des tableaux donnent quelques exemples de minima (t. 88) et de marche diurne de la température à différentes hauteurs dans diverses associations (t. 89).

Les exemples pris dans le *Quercetum occidentale* font exception par leurs minima plus bas et leurs maxima plus élevés au contact

TABLEAU 89. — Marche diurne de la température à différents niveaux en phase d'ombre.

25-VII-36:	HAUTEUR:	9h,30	10.0	11.0	12.0	13.30	15.0	16.30
découvert	150 cm.	16°,0	17,0	16,4	19,1	17,9	17,9	14,8
<i>Quercetum Ili-</i> <i>cetum</i>	150 cm.	15,3	15,8	16,1	18,0	16,7	17,3	14,5
	5 cm.	15,7	16,0	16,1	17,3	16,5	17,0	15,0
<i>Quercetum occi-</i> <i>dentale</i>	150 cm.	15,6	16,2	15,8	17,4	16,0	17,6	15,1
	5 cm.	15,8	16,3	16,1	17,8	16,1	18,0	16,0
26-VII-36:		9h,15	10.0	11.30	13.0	14.30	16.0	17.30
découvert	150 cm.	14,7	15,4	16,5	17,2	17,3	16,8	16,6
<i>Quercetum Ili-</i> <i>cetum</i>	150 cm.	13,0	13,8	14,8	15,6	15,8	16,0	15,3
	5 cm.	12,8	13,8	14,7	15,2	15,3	15,6	15,0
<i>Querceto-Carpi-</i> <i>netum</i>	150 cm.	13,8	14,7	15,7	16,2	17,0	16,3	15,6
	5 cm.	13,8	14,6	15,3	15,8	16,8	15,6	15,4
27-VII-36:		9h,15	10.15	11.45	13.15	14.45	16.0	18.0
découvert	150 cm.	17,8	18,1	20,6	21,5	23,1	21,3	19,7
<i>Quercetum occi-</i> <i>dentale</i>	150 cm.	14,2	14,5	14,8	15,5	14,9	15,0	15,0
	5 cm.	15,0	15,6	16,0	16,9	16,2	15,5	15,3

du sol par temps clair ; ceci est dû au faible couvert de l'association ; il en est de même dans le *Quercetum roboris* et surtout dans le *Querceto-Holcetum*.

b) *Comparaison entre associations :*

Les variations thermiques de l'air dans les associations silviques sont en moyenne plus faibles en toute saison que dans les groupements découverts.

1° Les températures nocturnes sont en moyenne plus élevées : en phase de lumière, 18 mesures prises à 5 cm. dans diverses associations silviques mésophiles et sur des sols nus à leur voisinage immédiat nous ont indiqué des minima plus élevés de 1°,9 en moyenne dans les associations silviques, avec des écarts allant de 0°,3 en moins à 4°,4 en plus ; en phase d'ombre, 32 mesures nous ont indiqué

des minima plus élevés de 2°,6, en moyenne avec écarts allant de 0°,1 à 5°,1.

2° La comparaison de la température diurne dans les groupements boisés et découverts nous a donné les résultats suivants, basés sur de nombreuses mesures :

TABLEAU 90. — *Comparaison de la température diurne dans les groupements boisés et découverts.*

	Q.C.	Q.F.	Q.I	Q.o.	Moy.
1. Phase de lumière :					
excès de la temp. diurne à 150 cm. en découvert sur la temp. à 150 cm. sous le couvert :	0°2	0,7	0,5	. .	0,47
excès de la temp. diurne à 150 cm. en découvert sur la temp. à 5 cm. sous le couvert :	0,3	-0,4	-0,3	. .	-0,13
2. Phase d'ombre :					
excès de la temp. diurne à 150 cm. en découvert sur la temp. à 150 cm. sous le couvert :	1,3	1,3	1,4	1,4	1,35
excès de la temp. diurne à 150 cm. en découvert sur la temp. à 5 cm. sous le couvert :	2,2	1,9	1,8	1,7	1,9

Alors que la température diurne moyenne est nettement plus basse dans les associations silvatiques en phase d'ombre, elle est légèrement plus élevée au niveau du sol en phase de lumière. Le même tableau fait aussi ressortir une plus grande uniformité thermique d'une association à l'autre à 1 m. 50 du sol qu'à son voisinage immédiat, et en phase d'ombre qu'en phase de lumière. Le rôle de la densité croissante de la végétation dans l'uniformisation de la température ressort bien du tableau 91 ci-dessous, où l'association climatique présente la moyenne diurne la moins élevée.

Des exemples de la marche diurne de la température dans diverses associations silvatiques et en découvert sont donnés : 1° pour la phase de lumière, par les graphiques fig. 28 où la température est plus basse sous l'influence d'un temps couvert (front et corps dépressionnaire), et fig. 25 où elle est plus élevée en sous-bois par suite de l'insolation (temps de traîne); 2° pour la phase d'ombre, par le tableau 89 et les graphiques fig. 26 et 29, ce dernier établi dans l'association climatique par passage de corps et de traîne orageux. On

TABLEAU 91. — Moyenne diurne de température dans diverses associations en phase d'ombre.

25-VII-36 :	150cm.	5 cm.	26-VII-36 :	150cm.	5 cm.
Quercetum Ilicetosum	16°,2	16,2	Quercetum occidentale	14,8	15,8
Quercetum occidentale	16,2	16,6	pineraie âgée à Vacci-		
lande à Calluna	17,8	17,3	mium	18,3	17,6
vides de la lande (Cladonietum)			lande à Calluna	20,3	20,1 (1)
	17,8	21,2	sol nu de la lande	20,3	21,8

(1) A 30 cm. du sol.

remarquera l'atténuation et le retard des perturbations thermiques sous le couvert des groupements silvatiques.

Les nombreuses mesures écologiques de la température de l'air faites dans les groupements silvatiques en dehors du Domaine atlantique montrent dans leurs résultats une grande similitude avec les nôtres. Les mesures isolées faites par FIRBAS en Europe centrale

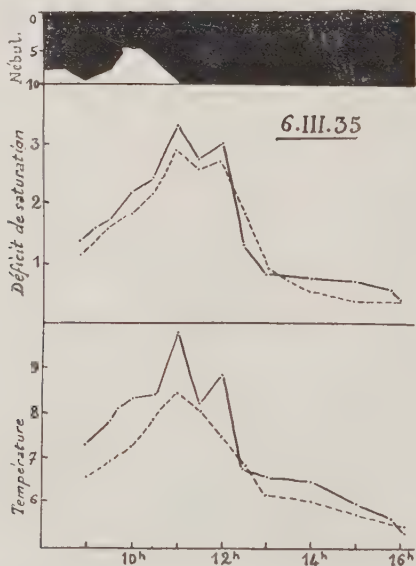


Fig. 28. — Marche diurne de la température de l'air et du déficit de saturation dans le *Quercetum Ilicetosum* en phase de lumière :
 — en découvert à 150 cm. ; ---- sous bois à 5 cm.

(1927-1931), la courbe de variation diurne en phase d'ombre reproduite d'après HUECK par BRAUN-BLANQUET (1932, p. 91), les maxima et minima moyens donnés pour cette même phase par LUNDEGARDH (1931) dans une prairie et un bois voisins, sont très comparables aux nôtres. Les mesures faites dans des associations précises sont beaucoup plus rares ; citons HAGÈNE (1931) qui a mis en évidence aux environs de Dijon l'échauffement diurne beaucoup plus faible dans les bois de *Carpinus-Corylus* que sur les pelouses xérophiles calcaires. QUANTIN, dans le Jura méridional, pour des asso-

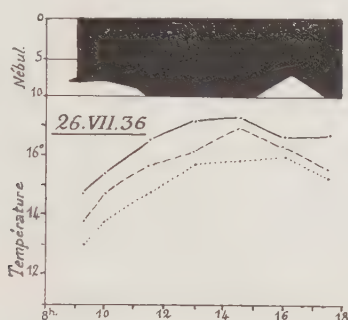


Fig. 29. — Marche diurne de la température de l'air à 1 m. 50 dans diverses associations silvatiques en phase d'ombre :
 *Quercetum Ilicetosum* ; ---- *Querceto-Carpinetum* ; — découvert.

ciations voisines des nôtres, omet d'indiquer la hauteur à laquelle ses mesures ont été prises ; de plus, l'altitude et l'exposition jouant dans ce territoire montagneux un rôle de premier plan, les comparaisons avec notre territoire de plaines sont difficiles.

c) *Influence de la température de l'air sur la végétation* : c'est par ses extrêmes que la température joue son rôle le plus important.

1° Les associations silvatiques, où les gelées sont le moins fréquentes et le moins fortes, permettent aux végétaux des strates inférieures de garder des feuilles toute l'année et de continuer ainsi leur assimilation.

2° Par contre, l'échauffement diurne est très faible ; ce facteur agit dans le même sens que la réduction de la luminosité sur la floraison et la maturation, retardant et diminuant celles-ci par suite de la transpiration peu active qu'il provoque.

3^o HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE.

a) *Déficit de saturation* : le déficit de saturation, étant sous la dépendance de la température de l'air, subit des variations parallèles à celle-ci ; mais ces variations sont encore plus complexes du fait que l'état hygrométrique subit lui-même des variations sous l'influence des conditions météoriques et de l'humidité du sol.

1^o *En phase de lumière*, les variations latérales et verticales sont comparables à celles de la température. Les nombreuses mesures dont nous disposons montrent un déficit de saturation diurne plus grand au sol par temps ensoleillé, par suite de l'échauffement de l'air à ce niveau, et plus faible par temps couvert ; il est aussi plus faible en moyenne, comme le montre le tableau 92, donnant le résultat de nombreuses mesures en pourcentage du déficit de saturation en découvert. Ce même tableau montre que le déficit de saturation est en moyenne plus faible que dans les stations découvertes. Les graphiques fig. 28 et 25 donnent des exemples de la marche diurne de ce facteur, le premier par front et corps, le second par traîne de système nuageux.

TABLEAU 92. — *Déficit de saturation moyen dans diverses associations.*

	découvert	phase de lumière		phase d'ombre	
		150 cm.	5 cm.	150 cm.	5 cm.
Querceto-Carpinetum	100	98	92	68	48
Querceto-Fagetum	100	97	..	75	60
Quercetum occidentale	100	98	..	81	72
Quercetum Ilicetosum	100	96	91	77	65

2^o *En phase d'ombre*, l'humidité relative et la température étant plus constantes, le déficit de saturation est uniformisé. Le tableau 92 ci-dessus montre : 1^o qu'il s'élève, en jour, à partir du niveau du sol, même dans les groupements les moins couverts, où l'air est cependant plus chaud au sol ; 2^o qu'il demeure plus sensiblement inférieur que dans la phase de lumière à celui de l'air libre. Des quatre associations figurées dans le tableau, c'est le *Quercetum occidentale*, groupement le moins couvert, qui présente le déficit le plus grand.

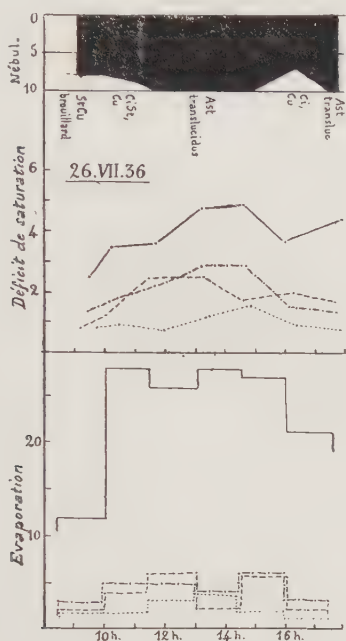


Fig. 30.— Marche diurne du déficit de saturation et de l'évaporation en phase d'ombre dans diverses associations silvatiques :

..... *Alneto-Macrophorbietum*, à 5 cm. ; — — — — *Querceto-Carpinetum*, à 5 cm. ; - - - - *Quercetum Ilicetosum*, à 5 cm. ; ——— découvert, à 1 m. 50.

Le graphique fig. 26, établi par corps orageux, et les graphiques fig. 14, 15 et 30, établis par traîne orageuse s'affaiblissant progressivement, donnent des exemples de la marche diurne de ce facteur en phase d'ombre ; la fig. 14 montre particulièrement bien l'atténuation, par temps à grains, « des crochets » du déficit de saturation sous le couvert des associations silvatiques.

b) *Evaporation* : la marche de l'évaporation est plus complexe encore que celle du déficit de saturation, car, outre les facteurs de température et d'état hygrométrique, elle est influencée par les mouvements de l'air. Ceux-ci étant très atténués sous le couvert, la différence entre l'évaporation sous le couvert et à l'air libre est encore plus accentuée que pour le déficit de saturation.

1° En *phase de lumière*, les différences entre l'évaporation sous le couvert et à l'extérieur demeurent faibles et de sens variable ;

TABLEAU 93. — *Evaporation et déficit de saturation dans diverses associations.*

	DÉF. SATUR.	ÉVAP.	ÉVAP. DÉF. SATUR.
25-VII-36 (détail graphique fig. 14) :			
1. Lande à <i>Calluna</i> , humus nu (5 cm.)	100	100	. .
2. — , touffe de <i>Calluna</i> (5 cm.)	47	36	0,76
3. <i>Quercetum occidentale</i> , <i>Vaccinium</i> épars (5 cm.)	45	18	0,40
4. <i>Quercetum Ilicetosum</i> , <i>Ilex</i> épars (5 cm.)	56	51	0,91
26-VII-36 (détail graphique fig. 30) :			
5. Sable nu et sec (30 cm.)	100	100	. .
6. <i>Quereto-Carpinetum</i> (5 cm.)	48	18	0,36
7. <i>Quercetum Ilicetosum</i> , rel. 12 (5 cm.)	44	15,5	0,35
27-VII-36 (détail graphique fig. 15) :			
8. Lande à <i>Calluna</i> et <i>Erica tetralix</i> , humus nu (2 cm.)	100	100	. .
9. — , touffe de <i>Calluna</i> (30 cm.)	55	68	1,23
10. <i>Pineraie</i> , peuplement dense et <i>Vaccinium</i> (30 cm.)	39	43	1,10
11. <i>Quercetum occidentale</i> , <i>Vaccinium</i> épars (30 cm.)	45	38	0,83

par temps clair et vent faible l'évaporation est plus forte sous le taillis qu'en découvert, tandis que, par temps couvert ou surtout par vent fort, l'évaporation est inférieure : 84 % en moyenne d'après 12 mesures de 24 heures, avec variations extrêmes de 45 à 120 %.

2° En *phase d'ombre*, l'évaporation sous l'association silvatique est constamment inférieure à celle de l'air libre, et en moyenne de 41 % d'après 22 mesures de 24 heures, les variations extrêmes que nous avons observées étant de 74 % dans un taillis très clair du *Querceto-Holcetum*, à 19 % dans une futaie de l'association climatique.

La mesure de l'évaporation et du déficit de saturation faite simultanément de jour dans plusieurs groupements silvatiques et découverts nous a conduit aux résultats suivants exprimés en rapport % de l'évaporation et du déficit de saturation sur sol nu. Ces mesures montrent que l'évaporation et le déficit de saturation ne varient pas dans les mêmes proportions ; le rapport évaporation/déficit de saturation est d'autant plus grand que l'évaporation est

plus intense, donc que la station est plus exposée au vent. Ainsi dans une futaie ancienne (stat. 4) l'air peut circuler plus librement que dans un taillis et même que parmi les touffes de callune d'une lande ; le vent pénétrant plus facilement sous une pineraie ancienne (stat. 10) que sous un taillis (stat. 11), l'évaporation y est plus importante malgré un déficit de saturation plus faible au sein d'une strate suffrutescente plus dense.

En résumé, le déficit de saturation et l'évaporation présentent, comme les autres facteurs climatiques, de fortes variations où il est facile de distinguer deux phases annuelles : une phase d'ombre où la végétation des strates inférieures est soumise à une humidité moyenne (mésophilie) et assez constante (sténohygrométrie), et une phase de lumière où les conditions sont intermédiaires entre celles de la phase d'ombre des associations silvatiques et celles des associations découvertes.

Le déficit de saturation a été peu étudié par les écologistes ; HAGÈNE en a pris des mesures aux environs de Dijon sous le nom de « *facteur d'évaporation* » (1931), mais ses moyennes sont basées sur des séries trop fragmentaires d'observations. Par contre, l'évaporation a fait l'objet de nombreuses observations de la part des écologistes. QUANTIN l'a étudiée, au moyen de l'évaporimètre PICHÉ, dans des groupements bien définis et voisins des nôtres ; ses mesures sont faites sur de longues périodes, mais dans une même localité, si bien qu'on n'a aucune idée de la variabilité de ce facteur dans les divers individus d'une même association ; de plus, l'exposition joue dans le Jura méridional un rôle essentiel qu'elle n'a pas en plaine ; ces réserves faites, l'évaporation dans les associations silvatiques est sensiblement inférieure, à exposition identique, à celle des éboulis, landes et pelouses. Les travaux des écologistes américains, effectués dans des formations homologues aux nôtres, bien que floristiquement très différentes, concordent également avec nos résultats (TRANSEAU, 1908 ; GLEASON and GATES, 1912 ; FULLER, 1912-1914 ; LEE, 1924).

Influence du déficit d'évaporation et du pouvoir évaporant de l'air sur la végétation des associations silvatiques.

Comme la lumière et la température, le pouvoir évaporant de l'air a une grande influence sur la transpiration et, partant, sur la pression osmotique des végétaux. Ce pouvoir évaporant étant très faible au niveau des strates inférieures des associations silvatiques, la végétation de celles-ci a le comportement biologique des espèces mésophiles. La végétation du *Quercetum occidentale* et de sa sous-association *Ilicetosum*, sur sol d'humus brut, a cependant un aspect xéromorphe : feuilles coriaces et épineuses du houx, feuilles sétacées et enroulées de *Deschampsia flexuosa*, *Festuca heterophylla* et *Festuca capillata*, etc. Une forte transpiration activant la maturation par l'augmentation de la pression osmotique et la dessiccation partielle des végétaux, le milieu des associations silvatiques est défavorable à celle-ci ; mais si ce milieu entrave l'accumulation de réserves dans les fruits et les organes végétatifs, il favorise par contre le développement somatique.

En résumé, les caractères microclimatiques des associations silvatiques varient fortement de la strate supérieure de végétation à la strate inférieure. La strate supérieure arborescente est soumise à un régime climatique sous la seule dépendance de la topographie (physioclimat) ; les strates inférieures sont soumises à un microclimat fortement modifié par la strate supérieure : le phytoclimat y est devenu beaucoup plus important que le physioclimat. Le facteur ayant la plus grande importance sélective dans ce phytoclimat est le facteur le plus proche de sa limite de variation : la luminosité.

2. FACTEURS ÉDAPHIQUES

Le sol des associations silvatiques subit l'influence de deux facteurs extérieurs spéciaux : 1^o la présence d'un microclimat constamment humide qui ne provoque à la surface du sol qu'une évaporation minime et entrave de ce fait les mouvements ascendants de l'eau ; 2^o l'accumulation importante de matières organiques constituant la litière. Bien que les associations silvatiques possèdent ces caractères en commun, leurs sols diffèrent sensiblement et leurs

particularités sont plus ou moins caractéristiques de celles-ci. C'est pourquoi nous étudierons successivement les sols de chaque association.

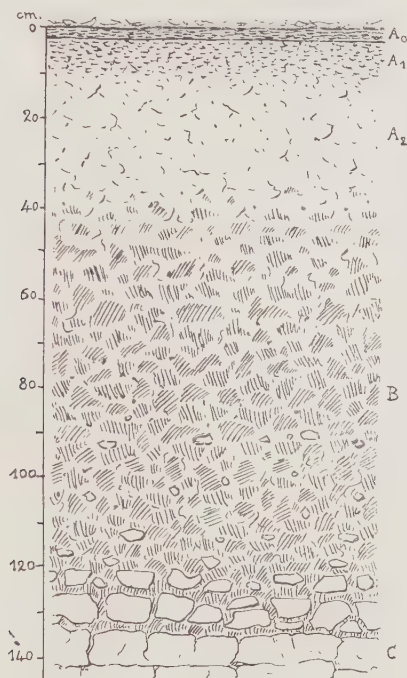


Fig. 31. — Profil d'un sol de *Querceto-Carpinetum* sur craie marneuse.

1. QUERCETO-CARPINETUM.

Bien que cette association s'établisse sur des sols d'origines diverses, sableux, calcaires, marneux ou argileux, ceux-ci ont un certain nombre de caractères communs qui les différencient des sols des autres associations silvatiques et de landes. Le profil suivant, illustré fig. 31, est un exemple bien représentatif de ces sols :

Bois de Mauregard à Saint-Hilaire-lès-Mortagne, sur c4 (rel. 1), alt. 270 m.

A₀ (3 cm.) : litière de chêne pédonculé décomposée sur 1 cm.

A₁ (8 cm.) : limon à structure granuleuse, bruni par de l'humus, à nombreuses racines, passant graduellement à la couche suivante.

A₂ (30 cm.) : limon sableux jaune d'ocre, à structure granuleuse, riche en racines.
 BG (80 cm.) : marne compacte bariolée de gris vert (avec grains de glauconie) et d'ocre rouge dominant ; grosses racines seulement ; blocs de craie marneuse abondants à la base.

C : craie marneuse et glauconieuse.

L'absence d'horizon purement organique, l'humus étant mélangé au sol minéral, la faible individualisation d'un horizon de lessivage, le caractère de *glei* plus ou moins accentué de l'horizon inférieur par suite de la présence d'une nappe aquifère ou d'un niveau imperméable, sont des caractères morphologiques constants des sols recouverts par le *Querceto-Carpinetum* typique. Ces sols présentent dans leurs strates successives des caractères physico-chimiques dont certains leur sont spéciaux et ont une grande influence sur la végétation.

TABEAU 94. — Analyse mécanique des sols du *Querceto-Carpinetum*.

LOCALITÉ :	HOR.	PROF.	GRAVIER FIN	SABLE GROSSIER	SABLE FIN	LIMON	ARGILE
1. Mauregard (rel. 1) ..	A ₁	5 cm.	8,8 %	7,6	61,1	20,1	11,2
	A ₂	30	6,5	9,6	63,8	17,3	9,3
	BG	60	1,0	6,2	49,0	21,2	23,6
2. Saint-Langis (rel. 2).	A ₁	5 cm.	7,2	7,9	53,2	17,4	21,5
	A ₂	20	5,5	8,1	50,4	16,1	25,4
3. Le Breuil (rel. 6) ...	A ₁	5 cm.	0,0	6,9	55,6	9,0	28,5
4. Bazoches (rel. 8) ...	A ₁	5 cm.	0,0	7,5	71,5	12,8	8,2
5. Le Perchet (rel. 15).	A ₁	5 cm.	0,0	22,7	59,5	10,4	7,4
	A ₂	25	1,0	20,5	56,8	12,7	10,0
6. Mâle, Margottières .	A ₁	5 cm.	0,0	9,2	59,0	20,7	11,1

a) *Profil de texture* : celle-ci varie beaucoup selon l'origine du sol, comme le montre le tableau 94 ; les sols sur craie marneuse (1,2) et argile oxfordienne (3) sont les plus riches en éléments fins, tandis que ceux sur l'argile à silex remaniée (5,6) sont plus grossiers ; la proportion d'argile colloïdale, même en surface, reste cependant assez élevée et va en augmentant avec la profondeur. Il s'est donc produit une éluviation descendante, uniquement mécanique d'après ROBINSON (1932). QUANTIN (1935) a observé dans le Jura méridional une teneur moyenne en limon et argile de 31,3% (graviers non compris) pour le *Querceto-Carpinetum medio-europaeum*,

pourcentage très comparable à celui des sols percherons, compris entre 17,8 et 37,5%. La texture du sol n'a sur la végétation qu'une importance indirecte en contrôlant les mouvements de l'eau et de l'air dans le sol.

b) *Profil de structure* : l'argile est toujours en quantité suffisante pour agglutiner les éléments plus grossiers du sol ; aussi la structure est-elle dans ce cas une structure granuleuse différant beaucoup de la structure à éléments libres des podzols de landes. Lorsque le sol est très riche en argile dans les horizons illuviaux, il y devient compact et prend une structure prismatique caractéristique du glei. Nous n'avons pas observé la formation de bancs durcis d'alios ferrugineux.

La compacité des horizons illuviaux est un obstacle pour les racines profondes qui y deviennent rares.

c) *Profil minéral de constitution chimique* : l'éluviation des carbonates est presque toujours complète à la surface, même lorsque la roche-mère est calcaire ; dans ce dernier cas, la proportion de calcaire augmente avec la profondeur, comme le montrent les deux exemples suivants :

1. Mauregard (rel. 1) (fig. 31) : 0 (ou traces) à 5 cm.
 0, 1% à 30 cm.
 0, 4% à 60 cm.
 12% à 110 cm.
 46% à 140 cm. (dans une fissure de la craie).
2. Le Breuil (rel. 6) : 0 (ou traces) à 1 et 5 cm.
 4,2% à 20 cm.

La teinte jaune ou brune de l'ensemble du profil des sols du *Querceto-Carpinetum* indique la présence du sesquioxyde de fer dans tout ce profil ; celui-ci subit cependant un commencement de lessivage, comme le montre la teinte souvent plus claire des horizons supérieurs. Les marbrures rouges du glei sont dues à la localisation de l'oxyde ferrique à la surface des éléments structuraux alors que dans les parties gris bleu ou verdâtre du même niveau l'oxyde ferrique serait réduit à l'état ferreux.

d) *Profil organique* : la matière organique est mélangée dès la surface au constituant minéral ; la faune joue dans ce brassage un rôle prédominant, en particulier les mulots, localement très abondants, et surtout les vers de terre, dont nous avons constaté toujours la présence dans les sols du *Querceto-Carpinetum*. Les résultats sui-

vants, établis sur des mesures faites dans de nombreux individus de l'association, montrent l'abaissement régulier de la teneur en humus avec la profondeur :

à 0- 1 cm. (16 mesures) :	moyenne	20,9%,	entre	12 et 48 % ;
à 4- 5 cm. (15 mesures) :	—	11,2%	—	9,2 — 13,8%
à 9-10 cm. (14 mesures) :	—	9,8%,	—	8,0 — 13,8%
à 14-15 cm. (15 mesures) :	—	8,4%,	—	6,3 — 10,1%
à 19-20 cm. (12 mesures) :	—	7,2%,	—	5,8 — 7,9%

La nature des essences prend place parmi les nombreux facteurs agissant sur la quantité d'humus formé ; ainsi les massifs de sapins que l'on observe dans le *Querceto-Carpinetum* du Nord du Perche édifient une quantité de matière organique supérieure à celle des essences à feuilles caduques, comme l'illustre l'exemple suivant (bois de Prulai près Mortagne) :

sous des hêtres : 12,6% à 0-1 cm., 8,1% à 10 cm.
 sous des sapins âgés : 22,6% à 0-1 cm., 13,8% à 10 cm.

La proportion de matière organique non détruite par oxydation demeure cependant faible par rapport à la quantité fournie par la végétation ; mais la faible acidité du milieu, jointe à une humidité constante et à une bonne aération du sol, favorise le développement des microorganismes oxydants destructeurs de la matière organique. Il n'est que de voir la rapidité avec laquelle la litière du dernier automne disparaît de la surface du sol du *Querceto-Carpinetum* pour se rendre compte de l'activité de cette destruction. Parmi la matière organique non détruite, une forte proportion est humifiée (50 à plus de 75%, d'après des mesures de NEMEC, 1926), alors que sous les pins sylvestres l'humification est beaucoup moins importante.

e) *Profil d'acidité, le pH* : la réaction du sol est influencée par deux facteurs essentiels : la teneur en composés alcalins, variable selon la nature du substratum et le degré de lessivage, dans ses horizons minéraux (strates géogéniques) ; 2° la composition de la litière ainsi que son degré d'humification dans les strates riches en matières organiques (strates biogéniques). Celle-ci a en effet, comme l'a montré HESSELMANN (1926), une grande influence sur la réaction et l'évolution du sol selon la proportion de substances acides et basiques qu'elle renferme, proportion se traduisant par un pH variable.

Voici le résultat de nos mesures sur des litières fraîches des essences les plus répandues dans le *Querceto-Carpinetum* :

TABLEAU 95. — Réaction de la litière fraîche de quelques essences du *Querceto-Carpinetum*.

	4.0	4.2	4.4	4.6	4.8	5.0	5.2	5.4	5.6	5.8	6.0	6.2	6.4
	4.1	4.3	4.5	4.7	4.9	5.1	5.3	5.5	5.7	5.9	6.1	6.3	6.5
Carpinus Betulus	2	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
Quercus pedunculata	.	.	1	2	1	2	.	.	.	.	.	.	.
Acer campestre	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.
Fagus silvatica	.	.	.	.	.	.	.	1	2	3	.	.	.
Corylus avellana	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	2	1	.
Acer pseudo-platanus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.
Tilia platyphyllos	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.
Ulmus campestris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1*	1	1
Sorbus torminalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2

Peut-être faut-il attribuer à la litière faiblement acide du coudrier le relèvement du pH en surface dans les taillis constitués par cette essence.

Nous n'avons pas étudié l'influence du degré d'humification sur le pH, mais les recherches de NEMEC montrent que le pH augmente parallèlement avec le pourcentage d'humification ; or, celle-ci est abondante dans la matière organique provenant de la décomposition d'essences caducifoliées sur sols ayant une teneur suffisante en bases. De plus, SALISBURY (1924) a montré le rôle des vers de terre dans la diminution d'acidité de la surface du sol ; un de ses exemples même concerne un bois de coudriers et chênes pédonculés, essences abondantes dans le *Querceto-Carpinetum*.

L'acidité va toujours diminuant avec la profondeur dans les strates purement géogéniques. En surface elle varie, d'après nos mesures, de 6,6 à 5,0 ; les sols les plus acides sont ceux de la variante appauvrie à *Galeobdolon luteum* sur substratum siliceux. La réaction du sol a en effet une influence marquée sur la végétation du *Querceto-Carpinetum*.

Dans les strates arbustives et arborescentes, les *Acer*, *Tilia*, *Daphne*, *Ligustrum vulgare* et *Cornus sanguinea* sont basiphiles-neutrophiles préférants ; le châtaignier, contrairement à l'opinion de beaucoup de phytogéographes, s'accommode bien d'un sol calcaire ;

F. CHODAT l'a observé en Suisse sur des sols nettement alcalins (1924), et nous-même en avons vu une plantation prospère à sous-bois de *Querceto-Carpinetum* sur de la craie marneuse de pH-6,0 à 10 cm. de profondeur (1).

La végétation herbacée est plus directement influencée par la réaction de la surface du sol ; les espèces y sont la plupart subneutrophiles ou indifférentes. Parmi les caractéristiques, *Mercurialis perennis*, que nous n'avons pas observée au-dessous d'un pH de 5,0, appartient au premier groupe, tandis que *Oxalis acetosella*, observée entre 4,0 et 7,5 doit être considérée comme indifférente ; quelques caractéristiques sont enfin des acidiphiles préférantes : *Primula grandiflora* et *Milium effusum*, ce dernier très sporadique au-dessus de 5,2-5,3. Mais il est difficile de faire la part de l'influence directe de l'acidité et de celle d'autres facteurs, comme la nitrification, sur la végétation, comme nous le verrons plus loin.

f) *Nitrification* : bien que nous n'ayons pas fait de mesure de la teneur en nitrates, la présence fréquente d'espèces dites nitratophiles indique que l'azote existe sous cette forme dans les sols du *Querceto-Carpinetum*. L'acidité faible, la richesse en éléments nutritifs, la bonne aération et l'augmentation de luminosité sous l'influence de l'exploitation fréquente des taillis favorisent le développement des *Azotobacter*.

Certaines espèces, comme *Geranium Robertianum* et *Ribes vulgare*, sont obligatoirement nitratophiles ; d'autres, comme *Mercurialis perennis*, *Aegopodium podagraria*, *Primula elatior*, ne seraient que facultatives ; elles pourraient se développer, d'après LINDQUIST (1931), sur mull basique non nitrifié, mais demanderaient une nitrification de plus en plus vigoureuse avec une augmentation de l'acidité. La plupart des espèces sont indifférentes à la nitrification comme à la réaction du sol, mais le développement de la végétation nitratophile et neutrophile plus vigoureuse les élimine parfois de la compétition ; il en est ainsi des *Melica*, *Asperula*, *Oxalis*, *Galeobdolon*.

g) *Espaces porifères, teneur et capacité en eau et en air* : la phase solide des sols du *Querceto-Carpinetum* occupe en surface un volume

(1) La plus grande rareté du châtaignier sur les sols calcaires serait due, d'après ENGLER, à son incapacité d'absorber la potasse de ces sols lorsque celle-ci y est en trop faible proportion (« potassium plants » de Salisbury).

restreint ménageant de larges espaces porifères ; ceux-ci varient, selon nos mesures, entre 53,0 et 76,2%, en présentant des variations annuelles notables, comme le montre le tableau 96 établi d'après des mesures prises dans un même individu d'association (rel. 2, tableau 75) ; ils augmentent en été sous l'influence d'une température plus élevée.

TABEAU 96. — *Variations annuelles des trois phases d'un sol de Querceto-Carpinetum, entre 2 et 10 cm.*

DATES :	24.VII.34	28.IX	30.X	3.I.35	4.III	16.IV
Capacité en eau	64,2 o/o	60,0	59,6	58,8	59,7	61,0
— en air	9,6	7,5	6,2	4,0	3,8	5,9
Contenu en eau	43,6	30,6	48,5	52,8	49,0	38,4
— en air	30,2	36,9	17,3	10,0	14,5	28,5
Espaces porifères	73,8	67,5	65 8	62,8	63,5	66,9

Ceux-ci sont occupés en proportion variable par les phases liquide et gazeuse, selon les conditions climatiques, la situation de la nappe aquifère et la capacité du sol en eau et en air.

La capacité en eau est élevée par suite de la forte proportion d'argile colloïdale et de la présence d'humus ; elle varie entre 45,7 et 66,3 et ses variations saisonnières présentent un maximum estival.

La capacité en air demeure assez faible : 3,3 à 12,3%, avec un maximum estival accentué.

Le contenu en eau varie dans de grandes proportions ; de nombreuses mesures faites dans plusieurs individus d'association et en toute saison nous ont donné les variations extrêmes suivantes :

- à 0- 1 cm., de 22,6 à 84,7% ;
- à 4- 5 cm., de 18,9 à 44,6% ;
- à 9-10 cm., de 15,3 à 50,9% ;
- à 14-15 cm., de 14,3 à 39,7%.

Le contenu en eau est peu variable et se maintient élevé, par suite de l'égalité des conditions climatiques et de l'humidité élevée de l'air qui protège le sol contre la dessiccation. Les pourcentages ci-dessus montrent une diminution progressive de la teneur en eau avec la profondeur, celle-ci étant sensiblement proportionnelle, à un moment donné, à la teneur en humus.

Le contenu en air, variant en sens inverse de celui de l'eau, subit de fortes oscillations : de 8,8 à 55%. Le sol n'est donc jamais asphyxiant pour la végétation dans cette association.

Les mesures de QUANTIN dans le *Querceto-Carpinetum medio-europaeum* du Jura méridional (1935) sont faites entre 10 et 15 cm. de profondeur et dans un seul individu d'association, ce qui ne peut donner une idée des variations en air et en eau dans l'ensemble de l'association. Les variations annuelles de la capacité en eau et en air observées par cet auteur, quoique moins accentuées que dans notre exemple, sont dans le même sens.

Les recherches de HAGÈNE sur la teneur en eau du sol des bois à *Corylus* et *Carpinus* des environs de Dijon (1931) montrent dans les 10 premiers centimètres une teneur moyenne de 44,9 à 47%, avec variations de 22,7 à 112,8% un peu supérieures aux nôtres. ADAMSON (1912), étudiant l'humidité du sol dans un bois du Cambridgeshire, nota pour les sociétés à *Mercurialis* et à *Fragaria vesca*, correspondant à notre *Querceto-Carpinetum*, un contenu en eau variant entre 68,5 et 18%, mais sans indiquer la profondeur des prélèvements.

En résumé, le profil pédologique du sol du *Querceto-Carpinetum* est le profil caractéristique des sols bruns ou « braunerde » de Rammann, sols légèrement podzolisés sans couche d'humus brut en surface. Des sols semblables sont répandus en Europe centrale et occidentale, sous les forêts d'arbres à feuilles caduques ; ROBINSON (1937) en donne des profils très comparables aux nôtres ; le sol du *Querceto-Carpinetum medio-europaeum* décrit de l'Allemagne du Nord-Ouest par TÜXEN est identique à celui de notre *Q.C. occidentale*.

Au point de vue synécologique, les caractères édaphiques du *Querceto-Carpinetum* offrent à la végétation des conditions moyennes particulièrement favorables aux mésophytes, espèces ne présentant aucune adaptation particulière à un facteur extrême. Aucun facteur édaphique ne jouant de rôle sélectif, les espèces sont nombreuses et la compétition sévère : la lutte entre végétaux prime ici sur la lutte entre le végétal et le milieu, et aucune espèce ne parvient à dominer fortement, d'où l'absence de facies bien marqués.

2. QUERCETO-CARPINETUM FRAXINOSUM.

Cette sous-association se distingue édaphiquement du type :

1° par la teneur élevée en argile : plus de 26% ; 2° par la présence d'un niveau de *glei* au voisinage immédiat de la surface ; 3° par une humidité constante due à la présence d'une nappe au voisinage de la surface et qui s'élève parfois au-dessus du niveau du sol ; 4° par une aération défectueuse et même temporairement arrêtée.

La réaction du sol demeure voisine de la neutralité en présence de calcaire que l'éluviation n'a pas totalement entraîné par suite du drainage défectueux ; ainsi pour le relevé 1, page 237, nous avons observé un pH de 6,4 pour 5,2% de CO_3Ca à 5 cm. et pour 6,1% de CO_3Ca à 20 cm.

Les caractéristiques de la sous-association sont neutro-basiphiles ; de plus, la présence d'*Urtica-dioica*, *Geranium Robertianum*, *Heracleum sphondylium*, *Galium aparine*, indique un bon état de nitrification. Mais le facteur édaphique extrême du groupement est la grande humidité du sol et sa mauvaise aération qui éliminent bon nombre d'espèces mésophiles, remplacées par des hygrophiles comme *Angelica silvestris*, *Spiraea Ulmaria*, *Alnus glutinosa*, etc.

3. QUERCETO-CARPINETUM CALCAROSUM.

Cette sous-association est édaphiquement bien distincte du type :

1° par un sol sans profondeur et sans horizons d'accumulation distincts ; ce sol est un rendzina comme celui des pelouses calcaires du *Bromion* auxquelles cette sous-association succède, et qui se modifie peu à peu sous l'influence du travail mécanique des grosses racines, l'apport de litière et le microclimat nouveau ;

2° par sa texture plus squelettique ; les graviers, puis les pierres deviennent rapidement abondants en profondeur, la roche-mère étant parfois à 30 cm. seulement de la surface ;

3° par la présence du calcaire jointe à une réaction alcaline ou faiblement acide, comme le montrent les mesures du tableau 97 :

Le sol du relevé 3 est moins évolué que les sols plus profonds des relevés 4 et 6 où l'on note un appauvrissement plus grand en calcaire et une acidification.

La texture grenue que présente le sol grâce à sa richesse en bases provoque dans celui-ci de vastes espaces porifères et une bonne aération, comme le montre le résultat suivant (rel. 3, 10-X-35) : espaces porifères, 66,7% ; capacité en eau, 53,9% ; capacité en air,

12,8%. La plus forte capacité en air observée dans le *Querceto-Carpinetum typique* n'était que de 12,3%.

La teneur en eau, malgré l'absence de nappe aquifère, demeure assez élevée en surface grâce à la présence d'humus et d'argile.

La végétation de la sous-association *calcarosum* est riche en espèces neutro-basiphiles et calcicoles ; les cinq caractéristiques de notre tableau appartiennent à ce groupe, tout au moins dans le Nord-Ouest de la France.

TABLEAU 97. — Profil de teneur en calcaire et de réaction du Q.C. *calcarosum*.

	PROFONDEUR	CO ³ Ca	pH
Rel. 3, tableau 76	1 cm.	17,4 ‰	7,5
	5	21,0	7,5
	13	23,9	7,5
Rel. 4.....	1 cm.	2,5 ‰	6,5
	15	6,2	6,0
Rel. 6.....	1 cm.	2,6 ‰	6,4
	20	5,0	5,8

4. QUERCETO-FAGETUM.

Le sol de cette association est voisin de celui de la précédente, comme le montre le profil pédologique suivant :

Forêt de Bellême, rel. 5, tabl. 77 ; sur M, alt. 220 m.

A₀ : litière mélangée de *Quercus sessiliflora* et *Fagus* peu abondante.

A₁ (2-3 cm.) : strate limoneuse humifère, à structure granuleuse, brune.

A₂ (7-8 cm.) : strate limoneuse brune, plus compacte, à nombreuses racines, passant par graduations à la suivante.

A₃ (20 cm.) : limon jaune clair, un peu friable, bariolé légèrement de rouge et de blanc verdâtre.

BG (>30 cm.) : limon argileux compact, bariolé de brun rouge et de blanc à caractères de *glei* ; grosses racines.

Le mélange en surface des matières organiques et minérales, constituant un « mull », et la présence en profondeur d'un *glei*, rapproche les sols de cette association de ceux de la précédente ; mais la différenciation des horizons éluviaux et illuviaux est plus grande, comme nous le montrera l'étude détaillée des différents facteurs édaphiques.

a) *Profil de texture et de structure* : par rapport au *Querceto-Carpinetum*, le *Querceto-Fagetum* montre, d'après le tableau :

1° une texture plus uniforme par suite de l'origine minéralogique moins diverse des sols ;

2° une teneur en argile colloïdale plus faible dans les horizons supérieurs et une plus forte teneur en sable fin ;

3° une éluviation plus marquée de l'argile en profondeur.

TABLEAU 98. — *Analyse mécanique des sols du Querceto-Fagetum.*

LOCALITÉS	HORIZON	PROFOND.	GRAVIER FIN	SABLE GROSSIER	SABLE FIN	LIMON	ARGILE
1. Forêt de Bellême (rel. 8) :	A ₂	9cm.	1,1 %	16,5	66,9	10,5	6,1
	A ₃	25	2,8	14,2	71,0	7,3	7,5
	BG	40	2,5	10,5	54,6	11,8	23,1
2. Idem (rel. 5) :	A ₂	10cm.	4,0	18,2	63,4	10,0	6,1
	A ₃	20	3,0	11,2	74,6	3,2	11,0
3. Forêt de Réno (rel. 11) :	A ₃	20cm.	30,9	24,9	60,4	8,9	5,8
4. Bois de Valdieu :	A ₂	10cm.	4,1	20,1	57,8	16,2	5,9

La présence de l'argile suffit à donner au sol une structure granuleuse dans les horizons éluviaux, à l'exception de certains sols plus sableux dont l'horizon A₃ prend un aspect friable. L'horizon de *glei* a la structure compacte habituelle.

b) *Profil minéral de constitution chimique* : les carbonates sont disparus ou n'existent plus qu'à l'état de traces ; les zéolithes d'échange subissent eux-mêmes une éluviation marquée qui provoque une stratification plus nette que dans le *Querceto-Carpinetum* : les sols du *Querceto-Fagetum* sont des sols bruns dégradés en voie de podzolisation.

c) *Profil organique* : la teneur encore suffisante en bases du sol permet le mélange de l'humus et des constituants minéraux sous l'influence des vers de terre ; celui-ci diminue régulièrement avec la profondeur :

à 0-1 cm. : moyenne 17,0%, entre 13,1 et 19,8% ;

à 4-5 cm. : moyenne 10,9%, entre 8,0 et 14,6% ;

à 9-10 cm. : moyenne 10,1%, entre 4,7 et 13,4% ;

à 19-20 cm. : moyenne 6,3%, entre 3,5 et 8,3% .

La comparaison avec le *Querceto-Carpinetum* montre de moins

grandes variations en surface, avec des moyennes légèrement inférieures dues peut-être à la moindre densité de la strate herbacée.

Là aussi l'activité bactérienne est assez intense et a trois conséquences principales : 1^o elle oxyde une forte proportion de la matière organique aux dépens de l'humification ; 2^o l'humification elle-même est rapide, si bien que la litière disparaît vite ; 3^o elle permet la nitrification des matières azotées organiques, comme nous le verrons plus loin.

d) *Profil d'acidité* : la teneur en bases est encore suffisante pour maintenir une acidité moyenne ; d'après de nombreuses mesures, le pH varie de 5,0 à 5,5 dans les dix premiers centimètres ; une seule fois nous avons observé en surface un pH de 6,0. L'acidité va diminuant avec la profondeur, comme le montrent les exemples suivants :

1. Forêt de Bellême, peuplement de *Circaea* :
1 cm., 5,2 ; 5 cm., 5,1 ; 10 cm., 5,2.
2. *Idem.* peuplement d'*Oxalis* :
2 cm., 5,0 ; 10 cm. 5,0 ; 20 cm. 5,2.
3. *Idem.* peuplement de *Melica uniflora* et *Asperula* :
1 cm., 5,5 ; 10 cm., 5,1 ; 20 cm., 5,0 ; 30 cm., 5,4.

Cette acidité se situant dans le maximum de l'échelle d'acidité du *Querceto-Carpinetum*, les espèces neutro-basiphiles de ce dernier sont disparues ; par contre apparaissent des acidiphiles transgressives de l'alliance du *Quercion*, comme *Polytrichum formosum*, *Teucrium Scorodonia*, *Blechnum spicant*. Les caractéristiques-dominantes de l'association sont indifférentes à la réaction du sol, comme le montre le tableau 99 de leur répartition dans les groupements du Perche.

TABLEAU 99.— Répartition ionique des caractéristiques du *Querceto-Fagetum*.

	4,0	5,0	6,0	7,0	8,0
<i>Oxalis acetosella</i>	— — — —	— — — —	—		
<i>Asperula odorata</i>	- -	— — — —	-	-	
<i>Melica uniflora</i>	—	— — — —	- - - -	-	
<i>Milium effusum</i>		— — — —	- -		
<i>Galeobdolon luteum</i>		— — — —	— — — —		-
<i>Querceto-Fagetum</i>		— — — —	- -		
<i>Querceto-Carpinetum typ.</i>		— — — —	— — — —		
<i>Q.-C. calcarosum</i>				— — — —	

L'abondance particulière de ces espèces dans le *Querceto-*

Fagetum semble due surtout à la compétition moins sévère dans cette association que dans le *Querceto-Carpinetum*. Seul *Milium effusum* semble acidiphile d'après nos observations qui confirment celles de LINDQUIST dans les hêtraies suédoises (1932) où les peuplements de cette espèce s'observent entre 4,5 et 5,2, et celles d'OLSEN (1923) qui l'indique au Danemark entre 4,5 et 5,9 ; par contre HAGÈNE (1931) ne l'aurait pas observé sur des sols de pH inférieur à 7,7 aux environs de Dijon. La similitude de nos observations avec celles de LINDQUIST et d'OLSEN est d'ailleurs très grande ; ce dernier a cependant admis, avec d'autres écologistes scandinaves, que la réaction du sol réglait la localisation des divers facies de la hêtraie ; ainsi BORNEBUSCH (1925) nota un optimum de 5,2 pour le *Galeobdolon* au Danemark ; LINDQUIST et nous-même n'avons pu établir d'optimum, la vitalité de cette espèce étant aussi grande pour des pH alcalins. En réalité, la localisation des divers facies semble due à des conditions différentes d'aération, de teneur en eau ou de nitrification, comme nous le verrons plus loin.

e) *Nitrification* : la réaction acide au sol, atteignant 5,0, place les microrganismes nitrifiants à la limite de leurs possibilités d'existence ; aussi faut-il, pour que la nitrification se produise, que les autres conditions soient très favorables ; en particulier, de bonnes conditions de luminosité sont indispensables, et nous n'avons observé la présence d'espèces nitratophiles, comme *Geranium Robertianum*, *Galeopsis Tetrahit* et *Primula elatior*, que lorsque la futaie était éclaircie suffisamment par l'exploitation (plus de 5% de luminosité relative). Une bonne teneur en nitrates favorisant la croissance des jeunes arbres et prévenant la formation d'humus brut acide, des éclaircies fréquentes, mais non excessives, dans la strate arborescente sont à favoriser.

f) *Espaces porifères, teneur et capacité en eau et en air* : les espaces porifères du sol du *Querceto-Fagetum* entre 2 et 10 cm. varient entre 54,8 et 74,2%, la capacité en eau entre 51,3 et 70,5%, la capacité en air entre 3,5 et 10,4%. Ces résultats sont tout à fait comparables, avec des variations un peu moindres, à ceux obtenus pour le *Querceto-Carpinetum* ; il en est de même des variations annuelles.

Le contenu en eau varie dans les proportions suivantes aux différentes profondeurs :

à 0- 1 cm., de 34,4 à 78,8% ;

à 4- 5 cm., de 15,8 à 57,5% ;

à 9-10 cm., de 14,4 à 49,9% ;

à 14-15 cm., de 14,0 à 32,3%.

Ces variations sont très comparables à celles qu'on observe dans le *Querceto-Carpinetum*, et sensiblement proportionnelles à la teneur en humus.

Quant au contenu en air, il varie, d'après nos mesures, de 12,2 à 40,4%. L'aération du sol est donc toujours bonne, et l'humidité suffisante. Des variations dans cette dernière peuvent avoir une influence sur la localisation de certains facies : ainsi le facies à *Melica uniflora* recherche les parties plus sableuses mieux drainées, tandis que le facies à *Circaea* se localise dans les parties déprimées ou argileuses plus humides ; les mesures suivantes en sont un exemple :

Forêt de Bellême, 30-VII-35 :

	5 cm.	10 cm.
Facies à <i>Melica uniflora</i> - <i>Asperula odorata</i> . .	20,7 %	15,3 %
Facies à <i>Circaea lutetiana</i>	42,1	21,8

Si l'humidité atteint la saturation par suite de l'affleurement d'une nappe aquifère, c'est une nouvelle association, l'*Alneto-Caricetum remotae*, qui se constitue.

En résumé, au point de vue pédologique, le profil du *Querceto-Fagetum* appartient aux « sols bruns » de Ramann comme celui du *Querceto-Carpinetum*, mais il en représente un stade dégradé et acidifié. Au point de vue synécologique, la différence avec le *Querceto-Carpinetum* consiste dans l'absence du calcaire et dans l'acidité plus accentuée ; ce dernier facteur joue un rôle sélectif en éliminant les espèces neutro-basiphiles, de telle sorte que les espèces à coefficient de sociabilité élevé, moins nombreuses, rencontrent une compétition moins sévère et peuvent librement constituer de vastes peuplements.

5. QUERCETUM SESSILIFLORAE ILICETOSUM.

Les associations du *Quercion roboris-sessiliflorae*, que nous étudions maintenant, se distinguent pédologiquement de celles du *Fagion* par la présence habituelle d'une couche organique pure et acide en surface (raw humus, humus brut) remplaçant l'humus sub-neutre et en mélange avec le sol minéral (mull), et par une éluviation

plus accentuée des horizons minéraux superficiels qui provoque en profondeur la formation de banes plus ou moins durcis d'alios ferrugineux : ces sols appartiennent au groupe des sols podzolisés proprement dits.

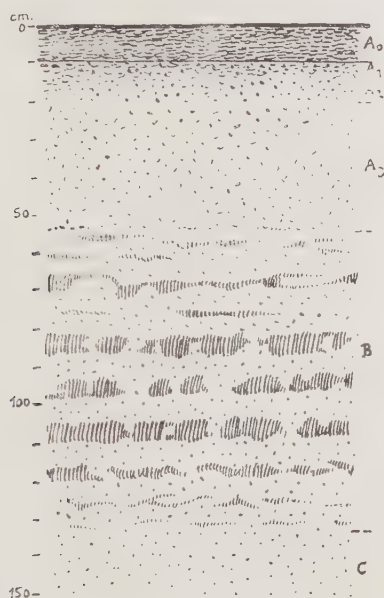


Fig. 32. — Profil de sol de *Quercetum Ilicetosum* sur sable quartzeux.

Les profils suivants, appartenant au *Quercetum Ilicetosum* climatique, illustrent ces faits :

1. Forêt de Bellême, sur sable (c5), alt. 200 m. (rel. 1) (voir fig. 32) :
 A₀ (10 cm.) : litière épaisse non décomposée sur couche organique très acide, nettement délimitée de l'horizon suivant.
 A₁ (4 cm.) : sable décoloré, mélangé et enrobé d'humus qui lui donne une teinte brune.
 A₂ (6 cm.) : sable décoloré, structure à grains libres, nombreuses racines.
 A₃ (35 cm.) : sable jaune d'ocre pâle, à structure de tendance granuleuse et nombreuses racines.
 B (80 cm.) : sable à bandes alternativement rouge brique agglomérées et jaune pâle friables, larges au moins de 5 cm. ; grosses racines, rares.
 C : sable jaune clair uniforme, friable.

2. Forêt du Perche, sur argile à silex (e_v), alt. 300 m. (rel. 10) :
 A₀ (5 cm.) : litière et humus brut.
 A₁ (2 cm.) : sable argileux teinté de brun violacé par de l'humus, à structure granuleuse.

- A₂ (30 cm.) : argile sableuse jaunâtre pâle, friable, à nombreux silex entiers, riche en racines.
 A₃ (25 cm.) : argile compacte blanche, à structure prismatique et nombreux silex, teintée de brun par de l'humus à la surface des éléments structuraux ; racines plus rares.
 G (< 30 cm.) : argile compacte bariolée de taches jaune rougeâtre vif sur fond blanc verdâtre ; nombreux silex, quelques grosses racines rares.

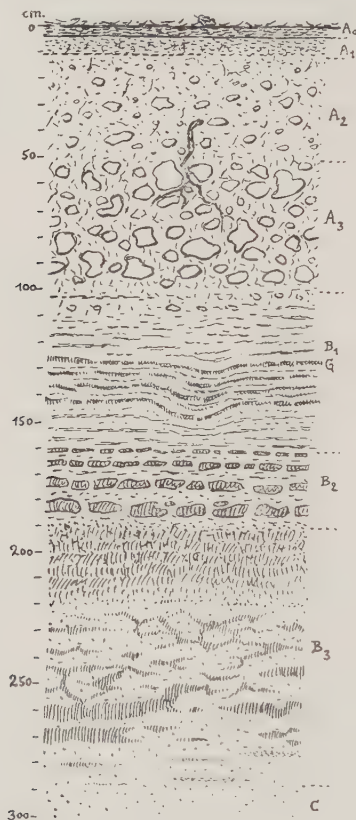


Fig. 33. — Profil de sol de *Quercetum Ilicetosum* sur sol d'argile à silex en surface et de sable quartzueux à partir de 190 cm.

Lorsque le revêtement d'argile à silex sur les sables est peu épais, le sommet argileux du profil est identique à notre profil 2, tandis que sa base sableuse prend l'aspect des horizons B de notre profil 1 ; la coupe schématique fig. 33, correspondant à un profil décrit par nous dans une note préliminaire (1936), en donne un exem-

ple. Ces deux types extrêmes de sols sableux et argileux diffèrent plus ou moins selon leurs niveaux : la strate biogénique est identique et constante ; les horizons géogéniques éluviaux diffèrent fort peu d'aspect ; par contre les horizons illuviaux diffèrent sensiblement : ceux-ci ont les caractères d'un *glei* dans les sols argileux imperméables tandis qu'ils sont constitués par des bancs enrichis en fer et plus ou moins agglomérés et durcis dans les sols squelettiques très perméables (ph. 1, pl. XXVIII). Des sols climatiques intermédiaires entre ces deux extrêmes se trouvent sur les parties des plateaux où l'argile à silex remaniée est argilo-sableuse ; ils présentent un horizon d'accumulation de caractères mixtes, comme le montre l'exemple suivant :

3. Forêt de Bellême, sur sable argileux (M), alt. 210 m. (rel. 3) :

A₀ (6 cm.) : humus brut.

A₁ (3-5 cm.) : sable blanchi teinté de brun par de l'humus.

A₂ (2 cm.) : sable blanchi friable passant à A₁ par places.

A₃ (90 cm.) : sable argileux jaune pâle à structure granuleuse, passant insensiblement à l'horizon suivant ; silex brisés ; racines nombreuses.

B₁ G (50 cm.) : sable argileux compact, marbré d'ocre rouge sur fond gris verdâtre.

B₂ (15 cm.) : bancs durs de grès ferrugineux rouge brun, de 2 à 5 cm. d'épaisseur.

B₃ (40 cm.) : sable micacé à structure granuleuse, jaune rougeâtre.

C : sables du Perche jaune pâle uniforme, micacés.

Nous n'avons encore pu observer de profil pédologique complet de l'association climatique sur la craie marneuse du Cénomanién et du Turonien, où cette association existe ; mais nous avons constaté que là aussi la surface est occupée par un horizon d'humus brut recouvrant un sol minéral fortement podzolisé en surface ; les profils d'associations de chênaie acidiphile voisines observés sur ces sols se montrent semblables à ceux du *Quercetum Ilicetosum* sur l'argile à silex (voir plus loin *Quercetum roboris*).

En résumé, le *pédoclimax*, ou sol climatique, dépend beaucoup plus de la nature minéralogique du substratum que le climax végétal et l'on y peut distinguer diverses variétés en rapport avec ce substratum et différant surtout par leurs horizons les plus profonds. Mais lorsque les matériaux sont identiques, le sol constitué est le même pour une association silvatique donnée et en est plus ou moins spécifique, même dans ses horizons inférieurs ; ainsi ces horizons, dans le *pédoclimax* sur sol squelettique, sont caractérisés par une alternance de niveaux ferrugineux durcis, épais de 5 à 15 cm., et de

niveaux non ou à peine teintés et friables d'épaisseur variable (1).

L'installation du climax végétal est antérieure à celle du pédoclimax ; nous avons observé des futaies de *Quercetum Ilicetosum* succédant au *Querceto-Fagetum* sur sol sableux ou argileux à strate biogénique d'humus brut à peine constituée et à podzolisation peu accentuée. Par contre les sols caractéristiques survivent à l'association après sa destruction, tout au moins dans leurs horizons illuviaux ; ainsi observe-t-on fréquemment sous des pelouses et des landes les horizons B caractéristiques du climax climatique et donnant une idée de son ancienne extension.

a) *Profil de texture* : l'origine diverse des sols climatiques se retrouve dans leur texture, comme le montrent les analyses mécaniques du tableau 100.

TABLEAU 100. — Analyses mécaniques de sols du *Quercetum occidentale Ilicetosum*.

LOCALITÉS	HORIZON	PROFOND.	GRANIER FIN	SABLE GROSSIER	SABLE FIN	LIMON	ARGILE
1. Frétigny, sol déboisé	A ₁	2cm.	13,5	34,6	32,8	17,3	15,3
	A ₂	30	43,5	32,9	43,4	11,2	12,5
	A ₃	50	13,0	23,5	36,7	21,4	18,4
	G	90	36,0	19,2	31,6	22,5	26,7
2. Forêt de Bellême	A ₂	20	2,4	4,4	64,3	18,1	13,2
3. Idem (rel. 1)	A ₂	20	0,0	10,5	75,5	9,9	4,1
4. Forêt de la Trappe	A ₁	9	12,2	23,0	58,0	13,1	5,9
	A ₂	20	4,8	19,9	61,0	12,8	6,3

La localité 1, sur argile à silex non remaniée, se montre assez riche en éléments fins, tandis que les localités 3 et 4, sur sables à silex, sont remarquables par une forte proportion de sable fin. Les localités 1 et 4 montrent nettement l'élévation du pourcentage d'argile avec la profondeur par suite de l'éluviation de la surface.

b) *Profil de structure* : la structure varie selon la texture du sol ; elle est à grains libres dans les profils sur sols squelettiques,

(1) Les profils du *Querceto-Betuletum Ilicetosum* association climatique des collines d'Osnabrück, décrits par R. TÜXEN, sont identiques aux nôtres.

granuleuse lorsque l'argile est en proportion suffisante pour agglomérer les grains de silice, prismatique et colonnaire lorsque l'argile atteint un fort pourcentage ; même dans les profils argileux, les horizons superficiels sont granuleux par suite de leur appauvrissement en argile. Dans les horizons B, les bancs d'accumulation subissent une induration pouvant aller jusqu'à la formation de grès ferrugineux très dur constituant un alios comparable à celui des landes à *Calluna*.

c) *Profil minéral de constitution chimique* : lorsque les carbonates ont existé primitivement, comme dans les sols sur craie marneuse, ceux-ci sont entièrement éliminés ; les bases d'échange des zéolithes, Al^2O^3 et Fe^2O^3 hydratés, ont également subi une éluviation provoquant la décoloration complète d'une partie des horizons A, que l'on n'observe pas dans les sols du *Querceto-Fagetum*. A cette éluviation plus marquée en A correspond un dépôt plus accentué en B, amenant souvent la formation d'un alios ferrugineux. Au point de vue silvicole, la présence de cet alios entrave la croissance des arbres ; le hêtre, grâce à son système racinaire plus superficiel, en souffre moins que le chêne, mais ces essences doivent se cantonner presque uniquement dans les horizons A très appauvris (voir fig. 1, pl. 12).

d) *Profil organique* : nous savons que la teneur en bases du sol minéral du *Querceto-Fagetum* était au minimum suffisant pour permettre la formation d'un mull, mélange des matières organiques saturées avec les constituants minéraux. L'action des eaux d'infiltration se poursuivant, la surface s'acidifie de plus en plus, la faune du sol se raréfie et la matière organique s'accumule en surface. Un *Quercetum Ilicetosum* jeune a une couche organique pure encore mince, tandis que la couche organique d'un ancien *Quercetum Ilicetosum* peut atteindre 10 cm. Les pourcentages suivants de matière organique nous montrent l'appauvrissement brusque au passage dans les horizons minéraux :

A₀ : moyenne 57,3%, entre 23,2 et 90,6% ;

A₁ : moyenne 8,6%, entre 4,2 et 11,7% ;

A₂ : moyenne 5,6%, entre 2,8 et 9,1%.

Les caractères de cette couche organique d'« humus brut » sont très particuliers ; par suite de l'acidité accentuée, la population bactérienne doit subir de profondes modifications tandis que les hyphes mycéliens deviennent nombreux et jouent le rôle principal.

Des recherches précises à ce sujet seraient souhaitables. Le résultat est un affaiblissement de l'oxydation de la litière, qui se détruit très lentement et forme toute l'année une couche morte sur le sol. Les conséquences sont : 1° une opposition mécanique à la pénétration des racines des germinations ; 2° la survivance des jeunes plantules rendue difficile par la pauvreté en eau et en substances fertilisantes de la litière ; 3° le maintien des seules espèces résistant à l'enfouissement, espèces à tiges et rhizomes robustes comme *Hedera* et *Pteridium*, ou en touffes denses comme *Deschampsia flexuosa* et *Polytrichum formosum*. Il n'est pas rare de voir des hectares entiers de futaie où la végétation herbacée a été complètement éliminée.

TABLEAU 101. — Profils d'acidité des sols du *Quercetum Ilicetosum*.

	REL. 3	REL. 11	
litière :			
<i>Quercus sessiliflora</i>	4,0	..	..
<i>Fagus silvatica</i>	4,4	5,4	..
litière en décomp.	..	4,0	3,8
humus brut A ₀	1 cm.,4,3	5 cm.,4,2	1 cm.,3,6
	6 cm.,3,8		7 cm.,3,3
horizons minéraux :			
A ₁	8 cm.,3,6	..	..
A ₂	..	20 cm.,4,7	20 cm., 3,8
A ₃	75 cm.,4,3	..	..
G	130 cm.,4,1	..	..
B	200 cm.,4,5	..	..
	REL. 1	REL. 6	REL. 10
litière :			
<i>Quercus sessiliflora</i>	4,4	4,5	..
<i>Fagus silvatica</i>	5,0	4,5	..
litière en décomp.	5,0	4,4	..
humus brut A ₀	1 cm.,3,5	1 cm.,4,0	4 cm.,3,4
	5 cm.,4,0		
horizons minéraux :			
A ₁	12 cm.,4,3	..	6 cm.,3,6
A ₂	16 cm.,4,5	12 cm.,1,2	25 cm.,4,5
A ₃	40 cm.,5,7	..	60 cm.,4,2
G	..	175 cm.,4,9	90 cm.,4,2
B	80 cm.,6,1	..	..

L'accumulation de la matière organique à la façon d'une « tourbe sèche » agit à son tour sur le sol minéral par la formation d'acides humiques non saturés qui, à l'état de « sols » agissent comme colloïdes protecteurs en prévenant la précipitation mutuelle des électrolytes du sol et les entraîne en profondeur. Ainsi l'humus brut accentue la podzolisation par un mécanisme identique à celui que nous avons déjà décrit dans les landes.

e) Profil d'acidité :

Le tableau 101, donnant quelques profils d'acidité des sols de l'association climatique, appelle les remarques suivantes :

1° l'acidité diminue progressivement avec la profondeur dans les horizons géogéniques et devient sensiblement égale à celle de la strate biogénique à son voisinage ;

2° le pH très variable de la litière du hêtre est en rapport avec son ancienneté ; celui-ci s'abaisse en effet avec le temps, comme le montrent les mesures suivantes prises mensuellement dans un individu de l'association :

X-XII	I-III	IV-VI	VII-IX
5,8-5,5	5,6-5,0	5,0-4,4	4,4

nous sommes encore loin du pH de 3,1 observé en Allemagne par TUXEN (1932). La litière fraîche du chêne sessile est d'emblée beaucoup plus acide : 4,5 à 4,8, et elle se maintient au bout d'un an à 4,4 comme celle du hêtre (sauf une seule mesure de 4,0 en juillet) ; la réaction de la litière se rapproche ainsi de celle de la strate humifiée, mais demeure moins acide, comme l'a observé VENEMA pour quelques espèces de la région méditerranéenne (1934).

L'amplitude de pH observée dans les divers horizons est la suivante :

A ₀ : 3,3-4,4	A ₂ : 3,7-4,8	G (glei) : 4,1-5,3
A ₁ : 3,5-4,5	A ₃ : 4,2-5,7	B : 4,4-6,1.

Il s'en suit que les espèces à racines profondes vivent dans des conditions d'acidité moindre que les espèces à racines superficielles. Parmi les essences arborescentes, appartenant à la première catégorie, le hêtre est très euryionique, tandis que le chêne sessile est localisé dans le Perche sur les sols décalcifiés acides ; ce dernier entre cependant dans la constitution du *Quercetum pubescentis* sur calcaire du bassin de Paris ; son cas se rapprocherait de celui du *Ge-*

nista pilosa et pourrait s'expliquer par une humidité plus grande du climat mettant à la disposition de la plante davantage de Ca dissous.

BORNEBUSCH au Danemark (1925) et BOROWICKI en Pologne (1932) ont constaté que la reproduction et la croissance du hêtre étaient meilleures sur des sols à acidité faible ; l'observation comparée des futaies du *Querceto-Fagetum* et du *Quercetum Ilicetosum* ne nous a pas permis de formuler de telles conclusions pour notre territoire.

Parmi les arbustes, *Ilex aquifolium*, *Sorbus aucuparia* et *Mespilus germanica* sont plus ou moins acidiphiles.

La végétation herbacée et muscinale est constituée en majorité d'espèces acidiphiles humicoles ; les quelques caractéristiques du *Querceto-Fagetum* qu'on y observe sont des survivantes de cette association moins acide.

TABEAU 102. — Répartition ionique des espèces herbacées dominantes du *Quercetum Ilicetosum*.

	3,0	4,0	5,0	6,0	7,0
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	—	—		
<i>Pteridium aquilinum</i>		—	—	-	-
<i>Hylocomium triquetrum</i>		—	-	-	—
<i>Quercetum Ilicetosum</i> (str. d'humus brut)		—	—		

Le cas du *Pteridium*, longtemps considéré comme une acidiphile stricte, montre que cette fougère peut vivre en réalité sur des sols subneutres (ici le *Querceto-Carpinetum calcarosum*) sous notre climat ; sous les climats plus secs de l'Europe centrale et de la Région méditerranéenne, on l'observe, d'après de LITARDIÈRE (1933), jusqu'à des pH de 8,4 (voir aussi F. CHODAT, 1924). *Deschampsia flexuosa*, espèce à mycorhizes, n'est liée qu'indirectement à une forte acidité par la présence d'humus brut non nitrifié ; OLSEN (1921) l'a cultivée jusqu'à un pH de 6,5 avec optimum à 4,0, mais ne l'a observée dans la nature qu'entre 3,8 et 4,5 au Danemark ; LINDQUIST ne l'a pas observée dans les hêtraies scandinaves sur des sols d'acidité inférieure à 4,8.

f) *Nitrification* : l'acidité du sol rend la nitrification impos-

sible ; un éclaircissement de la futaie peut cependant parfois la provoquer, comme nous le verrons plus loin.

g) *Espaces porifères, teneur et capacité en eau et en air* : les espaces porifères et la capacité en eau et en air varient beaucoup selon les horizons, comme le montrent les résultats suivants :

TABEAU 103. — *Espaces porifères, capacité en eau et en air du Quercetum Ilicetosum.*

HORIZONS :	ESPACES PORIF.	CAPAC. EN EAU	CAPAC. EN AIR
A ₀ (1 à 5 cm.)	60,0-77,9 %	51,7-68,7 %	8,3-14,2 %
A ₁₋₂ (10-18 cm.)	39,8-51,5	35,2-42,4	3,8-11,5

La strate organique possède des espaces porifères plus importants que la strate supérieure du sol des associations du *Fagion*, mais ils subissent une diminution brusque au passage aux horizons minéraux. La capacité en eau appelle les mêmes remarques. La capacité en air est sensiblement plus grande en surface que dans les deux associations du *Fagion*, mais devient identique dans les horizons minéraux. Les variations de ces facteurs ont une amplitude moindre que dans ces deux associations, due à une plus grande uniformité des horizons supérieurs du sol.

Le contenu en eau des diverses strates accuse des contrastes plus grands, comme les résultats suivants obtenus d'après de nombreuses mesures :

A ₀ :	moyenne 168,4%,	entre 37,4 et 354 % ;
A ₁ :	— 32,8%,	— 14,6 et 66,2% ;
A ₂ :	— 23,8%,	— 11,9 et 37,0%
A ₃ :	— 21,7%,	— 8,8 et 37,9%.

A cause du grand pouvoir d'absorption de l'eau par la strate organique, son contenu aqueux varie beaucoup selon les conditions météorologiques et demeure supérieur à celui du sol des associations du *Fagion*, même pendant les périodes les plus sèches. Les strates minérales éluviales, même lorsqu'elles sont squelettiques, gardent aussi une proportion d'eau suffisante grâce à l'action protectrice de la litière et de la strate organique.

Le contenu en eau à un moment donné varie verticalement en

proportion de la teneur en humus (« coefficient d'humidité » de CRUMP), comme le montre l'exemple suivant :

Forêt de Bellême, rel. 1 (19-IV-35) :

	EAU	HUMUS	EAU HUMUS
A ₀ : 0-1 cm.	354,3 %	90,8	3,90
1-2	312,7	90,6	3,45
4-5	187,9	58,1	3,24
A ₁ : 6,5-7,5	39,6	9,9	4,00
9-10	37,1	9,4	3,94
A ₂ : 14-15	36,4	7,5	4,88
A ₃ : 19-20	29,1	5,0	5,82

La végétation du *Quercetum Ilicetosum* a à sa disposition une quantité d'eau toujours suffisante ; comme d'autre part le pouvoir évaporant de l'air est faible sous la futaie, les strates inférieures sont dans des conditions tout à fait mésophiles, bien que certaines espèces présentent des caractères de xéromorphie (*Ilex*, *Deschampsia*).

Le *Quercetum occidentale Ilicetosum* présente une importance pratique capitale par suite de son extension dans les massifs boisés du Nord-Ouest de la France et du caractère de stabilité que lui donne sa nature de groupement climatique. Au point de vue silvicole, ce groupement est moins favorable à la régénération naturelle que le *Querceto-Fagetum* avec lequel il voisine souvent :

1° par la présence d'humus brut très acide et d'une litière épaisse à décomposition lente ;

2° par la déficience en sels minéraux ;

3° par l'absence de nitrification ;

4° par la présence d'un horizon d'altos durci impénétrable aux racines.

6. QUERCETUM SESSILIFLORAE OCCIDENTALE.

Alors que l'association climatique se rencontre sur tous les substrata, les autres associations du *Quercion roboris-sessiliflorae* sont localisées plus ou moins étroitement à des sols de caractères édaphiques particuliers. Ainsi le *Quercetum occidentale* typique se localise sur les sols les plus secs. Son profil pédologique est semblable à celui de sa sous-association *Ilicetosum*, groupement climatique, sur sols squelettiques, dont il constitue presque toujours un stade de dégradation. Les profils suivants en sont des exemples :

1. Butte de Chartrage près Mortagne, taillis sur c⁵, alt. 240 m. (voir fig.33 et phot. 1, pl. XXIX) :

A₀ (5 cm.) : humus brut compact.

A₁ (4 cm.) : sable bruni par de l'humus et agglutiné ; nombreuses racines.

A₂ (20 cm.) : sable ocre jaune pâle, à silex brisés assez nombreux, riche en racines.

B (200 cm.) : sable à bandes briques sinueuses plus ou moins anastomosées, larges de 2 cm. au maximum, agglomérées, s'estompant vers le sommet et la base, sur fond de sable jaune pâle et friable ; très rares racines.

C : sable jaune pâle uniforme.

Les horizons A sont allochtones sur un profil tronqué autochtone, cas fréquent sur les pentes de sables du Perche.

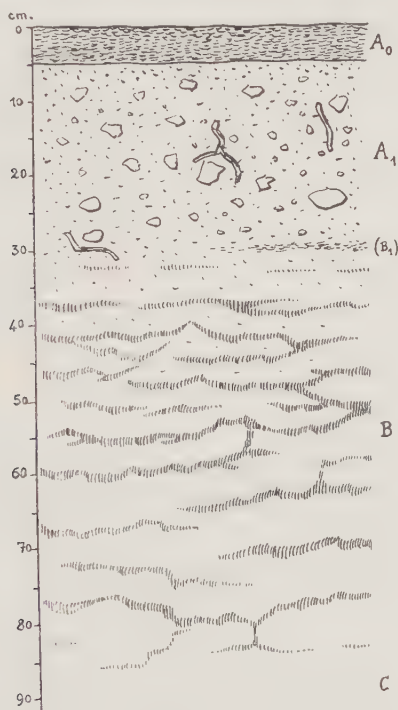


Fig. 34. — Profil de sol de *Quercetum occidentale* sur sable quartzueux.

2. Le Theil, butte de Bel-Air, taillis sur c⁵, alt. 160 m. :

A₀ (3 cm.) : litière de *Quercus sessiliflora* et humus brut.

A₁ (20 cm.) : sable jaune d'ocre humique en surface, avec silex, à structure granuleuse ; nombreuses racines.

A₂ (50 cm.) : sable blanc jaunâtre friable, quelques silex brisés ; racines peu abondantes.

A₃ (20-30 cm.) : sable jaune ocracé, avec silex brisés, à structure granuleuse, grosses et moyennes racines ; pénètre en coin dans l'horizon suivant autour des grosses racines.

B₁ (100-120 cm.) : sable brique uniforme, aggloméré, grossier, avec quelques silex au sommet, pénétré par grosses racines entourées d'un manchon de sable moins coloré.

B₂ (env. 200 cm.) : bandes d'alters ferrugineux très dur, épaisses de 3 cm. au maximum, sinueuses, séparées par 5-10 cm. de sable jaune friable.

C : sable jaunâtre uniforme, micacé.

Les horizons A sont allochtones sur un profil tronqué autochtone, cas fréquent sur les pentes de sables du Perche.

Les caractères physico-chimiques du *Quercetum occidentale* sont ceux de la sous-association *Ilicetosum*.

Le profil humique montre le plus souvent une strate organique pure nettement délimitée du substratum minéral. La présence de peuplements de *Vaccinium Myrtillus*, par le nombre et la ramification extrême de ses racines, active l'accumulation d'humus brut.

L'acidité varie en surface dans les mêmes limites : 3,6 à 4,5 entre 0 et 5 cm., et diminue en profondeur comme le montrent les profils suivants :

Butte de Chartrage:	rel. 9, sur calcaire silicifié :
2 cm. : 4,0	1 cm. : 3,9
15 cm. : 4,5	5 cm. : 3,9
30 cm. : 4,5	15 cm. : 4,2
1 m. (bandes ferrugineuses) : 5,0	
1 m. (bandes décolorées) : 6,2	
3 m. : 6,5	

La végétation de l'association comprend une majorité d'espèces acidiphiles ; cette acidiphilie présente des degrés divers et semble répondre à des causes différentes selon les espèces. Le tableau suivant donne l'amplitude ionique de certaines caractéristiques dans le Perche :

TABLEAU 104.— Amplitude ionique de quelques caractéristiques du *Quercetum occidentale*.

	3,0	4,0	5,0	6,0	7,0
<i>Solidago Virga-aurea</i>		—	—	—	—
<i>Convallaria maialis</i>		—	—	—	—
<i>Teucrium Scorodonia</i>		—	—	—	—
<i>Hypericum pulchrum</i>		—	—	—	—
<i>Vaccinium Myrtillus</i>	—	—	—	—	—

Convallaria maialis et surtout *Solidago Virga-aurea* se voient dans le Perche sur des sols subneutres, mais y sont beaucoup plus

rares ; le premier est noté par HAGÈNE comme indifférent aux environs de Dijon (1931) ; LINDQUIST le regarde comme une espèce liée à une absence de nitrification plutôt que comme une acidiphile réelle. *Teucrium Scorodonia* existe en Valois, d'après JOVET (1934), dans les prés-bois à *Brachypodium pinnatum* et même les pelouses à *Festuca duriuscula* sur calcaire ; malheureusement il n'a pas évalué la réaction du sol dans la rhizosphère de cette espèce ; dans le Perche comme dans tout le Nord-Ouest de la France, nous ne l'avons observée que sur sol acide et décalcifié. Le *Vaccinium* est la plus acidiphile de nos caractéristiques : on le trouve abondant jusque dans les pineraies à un pH de 2,8.

La teneur en eau est toujours plus faible que dans le *Quercetum Ilicetosum* en dehors des périodes pluvieuses ; en période sèche en effet le pouvoir évaporant de l'air plus grand dans le *Quercetum occidentale*, à couvert plus léger, provoque un assèchement plus accentué en surface. Les résultats suivants montrent la différence avec l'association climatique :

A ₀ :	moyenne	54,5 %,	entre	19,5	et	184,7 % ;
A ₁ :	—	14,1 %,	—	9,7	et	31,2 % ;
A ₂ :	—	12,4 %,	—	7,1	et	24,2 %.

C'est, avec la pineraie, l'association silvatique le plus xérophile de notre territoire ; le chêne sessile est d'ailleurs une essence à tendance xérophile supplantée par le chêne pédonculé dès que le sol devient humide.

En résumé, le profil pédologique du *Quercetum occidentale* est un profil fortement podzolisé établi sur sols secs, très comparable à celui de l'association climatique sur mêmes sols. La végétation subit des conditions d'acidité et de xérophilie qui constituent les caractères limitants au point de vue édaphique ; son abondance plus grande que dans l'association climatique n'est pas due à une cause édaphique, mais aux conditions de luminosité moins extrêmes.

TÜXEN et DIEMONT ont récemment décrit dans le Massif Armoricaïn (Gourin, Kervallon, environs d'Alençon) quelques profils de *Quercetum occidentale* semblables aux nôtres (1936). Les profils décrits par QUANTIN sous le *Quercetum medio-europaeum* du Jura méridional (1935) présentent une podzolisation moins accentuée que notre association.

7. QUERCETUM ROBORIS PARISIENSE.

Contrairement à l'association précédente, le *Quercetum roboris* est localisé sur les sols humides, riches en éléments fins. Les deux profils suivants en sont des exemples :

1. Saint-Denis-sur-Huisne (rel. 1), sur c⁴, alt. 170 m. (voir fig. 35 et phot. 2, pl. XXIX) :

A₀ : litière de chêne pédonculé décomposée sur une faible épaisseur.

A₁ (6 cm.) : sable argileux humique brun, à texture granuleuse ; nombreuses racines.

A₂ (15-20 cm.) : sable argileux jaune ocracé, granuleux, à nombreuses racines, passant graduellement à A₃.

A₃ (40 cm.) : argile sableuse friable, jaune mastic, à quelques gros silex ; nombreuses racines.

G (30-40 cm.) : horizon argileux compact, marbré de gros bleu et de rouge brique ; quelques grosses racines.

C : craie marneuse légèrement glauconieuse, en bancs friables.

2. Bois clairs à Cherré (rel. 7), sur c³, alt. 105 m. :

A₀ (3 cm.) : humus brut recouvert de litière non décomposée.

A₁ (5 cm.) : argile humique brune, granuleuse, passant à A₂ graduellement.

A₂ (25 cm.) : argileuse sableuse, granuleuse, jaunâtre à taches orangées ; nombreuses racines.

G (30 cm.) : banc argileux compact, à structure prismatique, vert.

La présence d'un niveau de glei G est constante dans le *Quercetum roboris*. Le profil de texture montre un enrichissement marqué de ce niveau en colloïdes argileux :

TABLEAU 105. — Analyse mécanique du sol du *Quercetum roboris*.
Profil 1 ci-dessus.

HORIZON	PROF.	GRAVIER FIN	SABLE GROSSIER	SABLE FIN	LIMON	ARGILE
A ₂	15 cm.	0	19,4 %	52,1	18,8	9,7
A ₃	45 cm.	0	20,1	54,1	16,5	9,3
G	80 cm.	0	12,1	33,0	25,4	29,5

La structure, friable en A, compacte et fissile en G, est le résultat de cette émigration de l'argile.

Malgré la grande richesse de la roche-mère en calcaire dans les deux profils décrits, celui-ci est disparu des horizons A ou n'y subsiste qu'à l'état de traces. L'hydroxyde de fer a aussi émigré de ces horizons, comme le montre leur décoloration plus ou moins avancée ; parfois il est seulement mobilisé sur place sans être entièrement

entraîné et forme alors des macules rougeâtres dans les horizons A comme on le voit en A₂ de notre profil 2. L'acidité, identique à celle des autres associations du *Quercion*, varie en surface entre 3,8 et 4,8, et diminue avec la profondeur :

Profil 1 :	Profil 2 :
1-2 cm. (A ₁) : 3,9	1-2 cm. (A ₁) : 4,7
15 cm. (A ₂) : 4,2	10 cm. (A ₂) : 4,4
50 cm. (A ₃) : 4,4	40 cm. (G) : 5,0
80 cm. (G) : 4,4	
200 cm. (C) : 6,3	

Cette acidité est nettement supérieure à celle du *Querceto-Carpinetum*, que l'on peut cependant observer au voisinage de cette

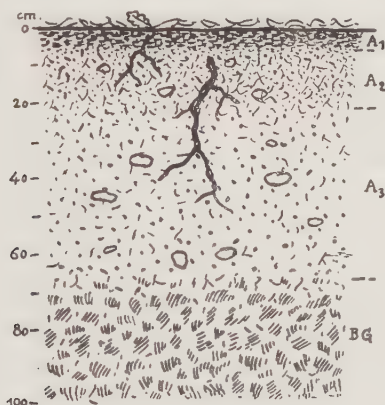


Fig. 35. — Profil de sol de *Quercetum roboris* sur craie marneuse.

association sur un substratum identique : cette différence entre les deux groupements est capitale dans leur localisation. La végétation du *Quercetum roboris* est constituée en majorité d'oligotrophes acidiphiles ; *Quercus robur* est cependant indifférent à la réaction du sol et à sa richesse en sels minéraux, et son effacement dans les associations du *Fagion* serait dû à la concurrence d'autres essences feuillues.

Le profil humique du *Quercetum roboris* comporte une strate purement organique moins nettement délimitée des horizons miné-

raux que dans l'association précédente; la surface des horizons minéraux est riche en humus, comme le montrent les profils suivants:

Profil 1 :	Profil 2 :
1-2 cm. (A ₁) : 65,0%	1-2 cm. (A ₁) : 49,1%
4,5 cm. (A ₁) : 34,6%	10 cm. (A ₂) : 8,9%
15 cm. (A ₂) : 7,1%	

Le caractère spécifique du *Quercetum roboris* est sa forte humidité provoquée par le voisinage d'une nappe aquifère qui peut temporairement affleurer en surface; cette association est l'analogue du *Querceto-Carpinetum Fraxinetosum* sur sol neutro-alkalin. Ce sol permet au chêne pédonculé de prendre le pas sur le chêne sessile; de même *Betula pubescens* devient plus fréquent que *B. verrucosa* plus xérophile. La strate herbacée est constituée d'espèces très tolérantes vis-à-vis de l'humidité et de l'aération du sol, et d'espèces hygrophiles. Une humidité plus grande conduit à l'aulnaie, tandis qu'un drainage meilleur, au moins en surface, amène la constitution du *Querceto-Holcetum*.

En résumé, les sols du *Quercetum roboris parisiense*, caractérisés par un lessivage accentué en surface et un niveau imperméable de glei, entrent dans le groupe des « wiesenböden » et « gleyböden » des pédologues allemands. La végétation qu'ils portent est soumise aux conditions limitantes d'acidité et d'humidité, jointes à la pauvreté en substances nutritives et à une mauvaise aération.

8. QUERCETO-HOLCETUM MOLLIS.

Cette association est intermédiaire au point de vue de l'humidité du sol entre le *Quercetum roboris* et le *Quercetum sessiliflorae*; on l'observe sur les sols imperméables du premier aux endroits les mieux drainés et sur les sols sableux du second aux endroits les plus frais. Les profils que nous en avons étudiés nous ont montré sur terrain argileux un sol identique à celui du *Quercetum roboris* (rel. 4-6) et sur terrains sableux un sol identique à celui du *Quercetum sessiliflorae* (rel. 11), avec présence d'un glei dans le premier et de bandes ferrugineuses étroites dans les horizons B du second.

Le faible couvert de l'association provoque cependant quelques différences :

1° Les matières organiques sont détruites rapidement et ne forment généralement pas d'humus brut; la surface du sol minéral

est cependant riche en humus, comme le montrent les résultats suivants :

Rel. 6 :	Rel. 11 :
2 cm. : 65,0%	1-2 cm. : 28,9%
10 cm. : 7,1%	10 cm. : 5,0%
20 cm. : 3,3%	15 cm. : 2,8%

2° L'assèchement du sol en surface est plus prononcé que dans le *Querceto-Carpinetum* et le *Quercetum roboris* sur sol identique, ce qui est dû au plus grand pouvoir évaporant de l'air à son voisinage. Les mesures suivantes faites simultanément montrent ces différences :

	EAU	EAU
		HUMUS
1. La Trappe, 27-VII-36 :		
<i>Querceto-Holcetum</i> , rel. 6.....	46,2 %	0,71
Bouquet de <i>Carpinus</i>	58,6	1,18
2. Forêt de Vibraye, 19-VIII-35 :		
<i>Querceto-Holcetum</i> , rel. 8.....	21,0	0,61
Bouquet de <i>Carpinus</i> sans végétation.....	32,8	1,02
3. Bois de Cherré, 5-VI-35 :		
<i>Querceto-Holcetum</i> , rel. 4.....	58,6	2,14
<i>Quercetum roboris</i> voisin.....	55,9	2,39

Les différences entre les coefficients d'humidité (eau/humus) sont plus accentuées qu'entre les teneurs en eau, qui peuvent même, comme dans notre dernier exemple, être supérieures dans le *Querceto-Holcetum* ; le coefficient d'humidité permet de faire abstraction de la teneur en humus dans l'évaluation de l'humidité du sol.

L'acidité varie dans les mêmes limites que celle des autres associations du *Quercion*, de 3,6 à 4,6 dans les cinq premiers centimètres ; elle va diminuant avec la profondeur :

Rel. 8 :	Rel. 6 :
1-2 cm. : 3,7	1 cm. : 4,1
4-5 cm. : 4,0	5 cm. : 4,0
15 cm. : 4,4	10 cm. : 4,6

Lorsque le *Querceto-Holcetum* voisine avec des peuplements de

Carpinus, ce qui est assez fréquent, on remarque que l'acidité est moindre sous les *Carpinus* que sous les *Quercus robur* ; elle est en effet de 5,0-5,2, bien que la litière du charme soit au moins aussi acide que celle du chêne ; peut-être la composition chimique de la litière ou des différences dans la population de microorganismes ont-elles une influence sur cette diminution de l'acidité.

La végétation du *Querceto-Holcetum* est d'apparence hétérogène quant à ses exigences ioniques. Beaucoup d'espèces sont des acidiphiles préférantes : les caractéristiques d'alliance et, parmi celles de l'association, *Holcus mollis* et *Luzula Forsteri* ; la première même n'a été observée par nous que sur sols nettement acides ; ATKINS et FENTON (1932) l'ont cependant observée dans des pâturages des Iles Britanniques entre 4,0 et 7,2. Certaines espèces sont neutro-basiphiles préférantes : *Melittis melissophyllum*, caractéristique locale du *Querceto-Holcetum*, est caractéristique du *Quercion pubescentis-sessiliflorae*, neutrophile et calcicole, dans l'aire de celui-ci ; ainsi on l'observe aux environs de Dijon sur les sols de réaction 7,15 à 7,74, dans le Jura méridional sur les sols de réaction 6,9 à 7,6. Nous l'avons observé dans le Perche dans un *Q.C. calcarosum* de réaction 7,5. Il semble que ce soit avant tout une espèce thermophile qui trouve des conditions microclimatiques particulièrement favorables dans le *Querceto-Holcetum* à couvert léger ; celle-ci a un comportement identique en Alsace où, d'après ISSLER (1926-1935), elle voisine dans la chênaie de chêne sessile avec des espèces silicoles. La fréquence dans l'association d'espèces caractéristiques du *Querceto-Carpinetum*, neutrophiles préférantes, montre que celles-ci peuvent cependant prospérer sur un substratum nettement acide lorsque de bonnes conditions de luminosité entravent la formation d'humus brut et permettent la nitrification du sol ; c'est parce que ces conditions ne sont pas réalisées dans les autres associations du *Quercion* que, malgré une acidité identique, la végétation du *Querceto-Carpinetum* y est à peine représentée. L'observation par ATKINS et FENTON de *Holcus mollis* dans des pâtures très acides (4,0-5,0) uniquement sur des aires incendiées semble montrer que l'espèce dominante elle-même réclame sous ces conditions d'acidité élevée la présence de nitrates dans le sol.

En résumé, le *Querceto-Holcetum* doit ses caractères édaphiques particuliers, qui sont uniquement des caractères de surface, à son

microclimat spécial provoqué par une exploitation intensive. L'acidité du sol joue ici un rôle moins sélectif que dans les autres associations parce qu'elle ne s'ajoute pas à des conditions microclimatiques extrêmes.

3. FORMES BIOLOGIQUES ET PÉRIODICITÉ

1. FORMES BIOLOGIQUES.

Les spectres biologiques des associations silvatiques mésophiles sont les suivants :

Les Phanérophytes ont le rôle physionomique et écologique principal. Une seule d'entre elles, *Lonicera Periclymenum*, est une liane.

	Querceto- Carpinetum	Q. C. calcarosum	Querceto- Fagetum	Quercetum ilicetosum	Quercetum occidentale	Quercetum roboris	Querceto- Holcetum
P	31 30,5 %	22 37,3 %	13 24,5 %	10 37,0 %	17 31,5 %	21 32,3 %	25 35,7 %
Nph	3 2,9	1 1,7	1 1,9	1 3,7	4 7,4	1 1,5	0 . .
Ch	8 7,8	3 5,0	6 11,2	2 7,4	2 3,7	3 4,6	4 5,7
H	38 37,2	19 32,3	25 47,2	10 37,0	25 46,3	34 52,4	33 47,2
G	20 19,6	13 22,0	6 11,3	4 14,9	6 11,1	6 9,2	8 11,4
T	1 1,0	1 1,7	2 3,8	0 . .	0 . .	0 . .	0 . .

Les Nanophanérophytes sont adaptées aux milieux oligotrophes acides et trouvent leur maximum de prospérité, comme nous l'avons vu, dans les landes. Elles sont les plus abondantes précisément dans l'association silvatique dont les conditions écologiques se rapprochent le plus de celles des landes : le *Quercetum occidentale*, où l'une d'entre elles, *Vaccinium Myrtillus*, forme un facies prospère (1).

Les Chamaephytes sont le plus abondantes dans le *Querceto-Carpinetum*, mais forment dans le *Querceto-Fagetum* la plus forte

(1) *Sarothamnus scoparius*, Phanérophyte dans les landes, figure ici parmi les Nanophanérophytes par suite de ses dimensions toujours exigües dans les associations silvatiques.

proportion ; certaines d'entre elles, *Hedera Helix*, *Vinca minor*, *Galeobdolon luteum*, peuvent constituer des facies.

Les Hémicryptophytes ont partout la dominance spécifique dans la strate herbacée, acquérant le plus fort pourcentage dans l'association la plus humide.

Les Géophytes sont particulièrement abondantes dans le *Querceto-Carpinetum* et sa sous-association *calcarosum* ; beaucoup sont à assimilation vernale et ont besoin d'un milieu riche en composés nutritifs pour qu'elles puissent emmagasiner rapidement leurs réserves pendant cette courte période ; les sols pauvres du *Quercion* ne permettent pas cette rapide accumulation, aussi n'y observe-t-on que des Géophytes à longue période d'assimilation, *Endymion nutans* excepté.

Quant aux Thérophytes, les conditions microclimatiques leur sont défavorables comme nous l'avons vu ; la richesse en sels nutritifs, nitrates en particulier, des associations du *Fagion*, ainsi que l'absence d'une épaisse litière, permettent à une ou deux d'entre elles de s'y maintenir, mais elles manquent aux associations du *Quercion* ; la présence dans le *Fagion* d'espèces bisannuelles comme *Geranium Robertianum* et *Chaerophyllum silvestre* accentue ces différences.

2. PÉRIODICITÉ DE L'ASSIMILATION.

Dans les strates arborescentes, seul *Abies alba* est toujours vert ; les autres essences passent par une période de repos hivernal qui se termine plus ou moins tardivement, comme nous l'avons montré plus haut. Cette périodicité des strates supérieures a une répercussion sur la biologie des strates inférieures en modifiant profondément le microclimat. Selon leur période d'assimilation, les espèces des strates inférieures entrent dans les groupes suivants :

1° Certaines espèces, héliophytes exclusives, accomplissent leur cycle végétatif avant la feuillaison des arbres ; c'est le groupe « pré-vernal » de SALISBURY (1925), constitué par des géophytes ayant des matières de réserve qui permettent un départ rapide de la végétation dès le premier printemps ; *Ficaria verna*, *Isopyrum thalictroides* apparaissent en janvier pour se dessécher en fin mai et juin ; *Anemone*, *Endymion*, *Adoxa* se réveillent en février pour disparaître en juin ; *Conopodium denudatum* ne pousse ses feuilles qu'en mars, mais ses feuilles radicales meurent dès juin. Ces géophytes préver-

nales constituent une « synusie » saisonnière bien individualisée (ph. 1, pl. XXV). Les Orchidées sont intermédiaires entre ce groupe et le groupe suivant.

2° Le groupe « estival » comprend des héliophytes tolérantes et des sciophytes ; il constitue en presque totalité la strate arbustive ; dans la strate herbacée on note, parmi les géophytes, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria maialis*, *Maianthemum bifolium*, *Allium ursinum*, *Pteridium aquilinum* ; les hémicryptophytes sont pour la plupart des espèces toujours vertes avec maximum d'assimilation estival ; parmi les nano-phanérophytes, la myrtille, qui assimile toute l'année par ses tiges vertes, passe par un maximum de la fin d'avril à octobre, période où elle porte des feuilles.

3° Un groupe vernal-estival est constitué d'espèces qui se développent dès le début de l'année et se maintiennent bien pendant la phase d'ombre, telles que *Mercurialis perennis*, les *Primula* et *Stellaria Holostea*.

4° Un groupe à assimilation continue est constitué :

a) dans la strate arbustive, par *Abies alba* et *Ilex aquifolium* ;

b) dans la strate suffrutescente-herbacée par les nano-phanérophytes *Daphne laureola*, *Ruscus aculeatus*, *Calluna*, *Sarothamnus*, par les chamaephytes *Vinca minor*, *Hedera Helix*, *Glechoma hederacea*, *Galeobdolon luteum*, par la géophyte *Polypodium vulgare* ; des hémicryptophytes comme *Oxalis*, *Asperula odorata*, *Carex silvatica*, *Deschampsia flexuosa* ne présentent qu'une légère diminution hivernale de leurs organes verts ;

c) par la strate muscinale tout entière.

Si nous comprenons non plus les strates, mais les associations, nous constatons que le type prévernal est localisé presque exclusivement au *Querceto-Carpinetum* (voir pl. XXV, fig. 1) ; il fait défaut au *Querceto-Fagetum*, pourtant très voisin, ce qui donne à ce dernier une physionomie vernale beaucoup plus terne. Les associations du *Quercion* se distinguent par la présence d'espèces toujours vertes et l'abondance d'espèces à assimilation continue avec maximum estival ; ainsi dans l'association climatique on compte, sur 37 espèces : 14 espèces toujours également vertes, dont 10 Mousses et 4 plantes vasculaires (auxquels s'ajoutent *Calluna* et *Blechnum spicant*, observés hors du Perche), 11 espèces à assimilation continue et maximum estival, 11 espèces à assimilation uniquement estivale (dont

seulement 4 espèces herbacées), et une saprophyte sans chlorophylle; l'espèce dominante du sous-bois, le houx, appartient au premier groupe. Les espèces à assimilation continue sont en effet favorisées sur les sols de l'association climatique appauvris par la podzolisation, où la pauvreté en substances nutritives est compensée dans une certaine mesure par l'élaboration continue de la matière vivante.

4. FACTEURS BIOTIQUES

Les bois et forêts sont soumis à des facteurs biotiques de la plus haute importance dans leur aspect et leur évolution; à l'antagonisme entre végétaux s'ajoute l'influence des animaux et surtout celle de l'homme qui est prédominante et dirige l'évolution des associations en modifiant les conditions climatiques et édaphiques du milieu.

1. COMPÉTITION ENTRE VÉGÉTAUX.

La lutte pour la place entre végétaux se poursuit dans l'atmosphère et dans le sol; nous en avons vu des exemples au cours des pages précédentes. Elle est d'autant plus intense que le nombre d'espèces en présence est plus élevé: 109 dans le *Querceto-Carpinetum*, 78 dans le *Querceto-Holcetum*, 74 dans le *Quercetum roboris*, 64 dans le *Querceto-Carpinetum calcarosum*, 68 dans le *Quercetum occidentale*, 59 dans le *Querceto-Fagetum* et 37 seulement dans le *Quercetum Ilicetosum* climatique. Cette diminution est provoquée par les conditions écologiques de plus en plus extrêmes que présentent ces associations successives. La compétition dans le *Querceto-Carpinetum* est cependant moins intense que ne le laisse supposer son grand nombre d'espèces: en effet, la végétation à assimilation prévernale, particulièrement bien développée dans cette association, est disparue de la surface lorsque la végétation à assimilation estivale apparaît; cette « stratification dans le temps » permet la cohabitation d'un plus grand nombre d'espèces.

2. INFLUENCE DES ANIMAUX.

Leur rôle est très divers. Le rôle édaphique de la faune du sol dans la répartition et l'acidité de l'humus est à rappeler ici. Dans les groupements silvatiques, la dissémination des graines par les

animaux est très active : transport par les fourmis des graines de *Viola*, *Vinca*, *Stellaria*, *Moehringia trinervia*, *Ajuga reptans*, *Luzula*, etc. (espèces « myrmécochores »); adhésion des fruits de *Circaea*, *Asperula*, *Anemone nemorosa* aux fourrures; transport par les écureuils et les oiseaux des fâines et des glands. Les animaux ont aussi un rôle *prédateur*; si le pâturage des animaux domestiques dans les bois et forêts est disparu de nos jours dans le Perche, les lapins causent dans certains bois par leur pullulation des modifications profondes de la végétation, entravant la régénération des essences par la destruction des jeunes plants.

3. INFLUENCE DE L'HOMME.

L'influence de l'homme s'exerce de façons diverses :

1° *Il détruit* la forêt à deux fins : dans un but industriel qui l'amène à un état de dégradation très avancé, et dans un but agricole en lui substituant des cultures ou des prairies; ces deux modes ont été distingués par SUSPLUGAS (1935) sous les noms de déforestation pour le premier et de déboisement proprement dit pour le second. Nous avons vu au début de ce chapitre l'importance purement historique de cette destruction dans le Perche, qui ne s'exerce plus guère de nos jours que sur des surfaces restreintes sous la forme d'incendies.

2° *Il modifie* la forêt en l'exploitant suivant divers régimes selon les besoins de son industrie, en favorisant et en introduisant certaines essences; la forêt vierge est depuis longtemps disparue; elle est devenue une culture.

3° *Il reboise* localement les surfaces dénudées, par semis, plantations ou même simple protection contre les agents destructeurs.

a) *Régimes et modes de traitement* : leur influence sur la strate supérieure est très grande. Le régime du taillis avantage les espèces rejetant abondamment de souche et drageonnant, aux dépens du hêtre qui est éliminé. Le régime de la futaie élimine les essences de deuxième grandeur et les « morts-bois », ainsi que les essences qui exigent de bonnes conditions de lumière : si le chêne sessile prend la prédominance sur le chêne pédonculé dans les futaies, c'est, d'après AUBERT, inspecteur des Eaux et Forêts à Alençon, par suite de la plus grande exigence de ce dernier en lumière; le chêne sessile serait, semble-t-il, lui-même éliminé par le hêtre, comme on l'a signalé

ailleurs, si l'homme n'intervenait par des éclaircies bien conduites.

La strate arbustive est en partie détruite par le nettoyage. Quant aux strates inférieures, elles sont le moins influencées par l'homme et demeurent le meilleur réactif de l'état d'évolution des massifs boisés.

b) *Coupes et éclaircies* : les coupes totales provoquent une transformation brusque du microclimat qui devient celui des stations découvertes : insolation maximum, variations thermiques importantes, déficit de saturation supérieur et plus variable, évaporation plus intense. Au fur et à mesure que la végétation arbustive se reconstitue, le microclimat reprend ses caractères silvatiques. Ainsi l'évaporation, comme le montrent les mesures suivantes :

29-VII-35, 9 h. 15 à 15 h. ; clairière de <i>Quercetum occidentale</i> :	
partie déboisée, à 2 m.....	100
<i>Idem</i> , à 10 cm.....	79
partie reboisée par des buissons de 2 m., dans les vides	64
taillis ancien de <i>Q. sessiliflora</i>	45

Cet exemple montre bien la diminution de l'évaporation avec la reconstitution du taillis. Le sol, sous l'influence d'un microclimat différent, se modifie également, mais de façon diverse selon les associations.

1° *Querceto-Carpinetum* : les deux exemples suivants proviennent, le premier d'un taillis très humide de charme et chêne pédonculé, le second d'un taillis sec de coudrier (rel. 4, tabl. 76) :

1. Blavous à Saint-Denis-sur-Huisne, coupe de 2 ans, sur c⁴ m :
Str. III (couv. 4/10) : *Cerasus avium* +, *Rosa* sp. 1.1, *Rubus* sp. +, *Cornus sanguinea* 1.1, *Fraxinus excelsior* +, *Carpinus Betulus* +, *Betula pubescens* +, *Salix caprea* +.
Str. II (8/10) : *Ranunculus repens* 1.1, *Viola silvestris* 1.1, *Hypericum perforatum* +, *Sanicula europaea* 2.2, *Hedera Helix* 2.3, *Galium aparine* 1.1, *Taraxacum officinale* +, *Galeobdolon luteum* 2.2, *Euphorbia amygdaloides* 1.1, *Platanthera montana* +, *Listera ovata* 1.1, *Carex silvatica* +, *C. pallescens* +, *Melica uniflora* +.
Str. 1 (2/10) : *Mnium hornum* 1.2, *Eurhynchium striatum* 1.3.
2. Courtoulin, coupe de 1 an, sur J³ c :
Str. III (couv. 2/10) : *Crataegus monogyna* +, *Rubus* sp. 2.2, *Rosa* sp. +, *Ligustrum vulgare* +, *Ulmus campestris* +, *Corylus avellana* 1.1.
Str. II (5/10) : *Viola silvestris* 1.2, *Hypericum perforatum* +, *Potentilla sterilis* +, *Geum urbanum* +, *Comopodium denudatum* 1.1, *Hedera Helix* 2.2, *Galium aparine* +, *Heracleum Sphondylium* +, *Senecio vulgaris* +, *Sonchus asper* +, *Taraxacum officinale* +, *Hypochaeris radicata* +, *Lampisana communis* +, *Myosotis hirsutum* +, *Chaerophyllum temulum* +, *Galeobdolon luteum* 2.2, *Brunella vulgaris* +, *Melampyrum pratense* 1.3,

Primula elatior 1.1, *Rumex conglomeratus* +, *Euphorbia exigua* +, *Endymion nutans* 1.3, *Polygonatum multiflorum* 1.1, *Carex silvatica* 1.2, *Dactylis glomerata* +, *Milium effusum* +, *Poa nemoralis* 1.1, *Bromus racemosus* 1.1, *Triticum sativum* +, *Anthoxanthum odoratum* +, *Holcus lanatus* +, *Lolium perenne* +, *Pteridium aquilinum* +.

Les espèces de ces relevés mises en italique manquent aux taillis voisins ; ce sont : 1° des espèces messicoles et nitratophiles ayant la plupart des moyens de dissémination efficaces ; 2° des arbustes héliophiles à semences légères anémochores. Ces espèces sont donc allochtones (1).

La nitrification du sol est très intense et s'accompagne d'une diminution de l'acidité et d'une destruction de l'humus, comme le montrent les résultats suivants, provenant de deux stations contigües :

Querceto-Carpinetum calcarosum (rel. 4), à 1 cm. : 13,5% d'humus, pH 6,5 ;

coupe de 1 an (relevé 2 ci-dessus), à 1 cm. : 8,8% d'humus, pH 6,7.

Le sol subit en outre des modifications physiques par tassement et dessiccation : réduction de la capacité en air et en eau, fortes variations de la teneur en eau.

DZIUBALTOWSKI (1918), étudiant la végétation des coupes dans les bois à *Carpinus* et *Quercus pedunculata* de Pologne, signale des variations identiques de la végétation : envahissement d'espèces rudérales et d'arbustes nouveaux parmi lesquels *Salix capraea*.

2° *Querceto-Fagetum* : nous avons vu qu'une légère éclaircie dans la futaie du *Querceto-Fagetum* amenait une plus grande exubérance des strates inférieures et l'apparition d'espèces nitratophiles. Par contre, les coupes complètes sont toujours néfastes ; un exemple de la végétation qui envahit alors le sol nous est donné par le relevé suivant :

Forêt de Bellême, clairière d'une coupe de 8-10 ans, sur e_v ; 100 mq. :

Str. III (couv. 1/10) : *Carpinus Betulus* 1.1, *Quercus pedunculata* +, *Rosa sp.* +, *Viburnum Opulus* +.

Str. II (10/10) : *Carex tomentosa* 4.4, *Cirsium palustre* 2.2, *Hypericum quadrangulum* 2.1, *Lotus uliginosus* 1.1, *Galium uliginosum* 1.1, *Spiraea Ulma-*

(1) *Euphorbia Lathyris*, qui réapparaît abondamment dans un bois de *Querceto-Carpinetum* des environs de Mortagne après chaque coupe, fait exception, ses graines se conservant à l'état de vie ralentie d'une coupe à l'autre (voir R. MAIRE, 1908).

ria 1.1, *Pulicaria dysenterica* 1.2, *Lythrum Salicaria* 1.2, *Erythraea Centaureum* 1.2, *Juncus effusus* 1.1, *Luzula multiflora* 1.1, *Carex glauca* 1.2, *Holcus lanatus* 1.2, *Lychnis flos-cuculi* +, *Fragaria vesca* +, *Epilobium parviflorum* +, *Valeriana dioica* +, *Eupatorium Cannabinum* +, *Hypochaeris radicata* +, *Lysimachia nummularia* +, *Euphorbia amygdaloides* +, *Rumex acetosa* +, *Juncus lamprocarpus* +, *Carex silvatica* +, *Bromus secalinus* +.

On constate la disparition presque complète de la végétation silvatique sous l'envahissement d'une végétation dense de prairie méso-hygrophile. La cause en est dans l'augmentation de l'humidité du sol par suite de son tassement et de la destruction de l'humus qui le rendent plus imperméable, et l'anihilement des pertes d'eau par la transpiration des arbres.

3° *Quercetum roboris* : nous ne possédons pas d'exemples de coupes récentes dans cette association. Des coupes anciennes maintenues déboisées sont couvertes de peuplements de *Molinia* qui acquièrent le cortège floristique du *Molinietum* acide, dont nous avons donné des exemples lors de l'étude de cette association. Il semble que le relevé fait par RALLET dans la Brenne (1935) d'un taillis-sous-futaie récemment exploité soit à placer dans le *Quercetum roboris*; on note dans cette coupe une multiplication des espèces hygrophiles, *Scabiosa Succisa*, *Lobelia urens*, *Scorzonera humilis*, divers *Juncus*, *Phragmites* et l'apparition d'espèces nitratophiles comme *Erigeron canadense*, *Thrinicia hirta*, *Senecio silvaticus*, *Funaria hygrometrica*.

4° *Quercetum occidentale* : dès la première année de la coupe, on note l'apparition, sur l'humus brut dénudé, d'espèces nitratophiles : *Digitalis purpurea*, *Senecio silvaticus*, *Epilobium spicatum*, *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, et d'espèces messicoles; CHOUARD a décrit dans le Confolentais (1925) un stade identique sous le nom de « facies des coupes à *Digitalis purpurea* et *Senecio silvaticus* »; ALLORGE l'a signalé dans les coupes du Vexin français (1922) et G. MALCUIT dans les Vosges (1929).

Cette végétation transitoire, qui demeure clairsemée, est dominée au bout de trois à quatre ans par celle de la chênaie, comme le montrent les relevés suivants :

1. Bois de Thiron, clairière près du rel. 11, sur e_v; 75 mq. :
 Str. III (couv. 1/10) : *Carpinus Betulus* +, *Quercus pedunculata* +, *Betula verrucosa* +, *Lonicera Periclymenum* +.
 Str. II (8/10) : *Veronica officinalis* 3.3, *Hypericum pulchrum* 3.2, *Digitalis purpurea* 2.2, *Anthoxanthum odoratum* 2.2, *Deschampsia flexuosa* 2.2, *Sarotham-*

nus scoparius 1.2, *Teucrium scorodonia* 1.1, *Luzula multiflora* 1.1, *Pteridium aquilinum* 1.2, *Holcus mollis* 1.1, *Calluna vulgaris* +, *Carex pilulifera* +, *Agrostis alba* +.

Str. I (1/10) : *Ceratodon purpureus* 1.2, *Polytrichum juniperinum* 1.2, *Stereodon cupressiforme* 1.3.

2. *Idem*, sur e_v ; 50 mq. :

Str. III (1 10) : *Carpinus Betulus* +, *Corylus avellana* +, *Quercus sessiliflora* +, *Mespilus germanica* +, *Lonicera Periclymenum* 1.1.

Str. II (7/10) : *Deschampsia flexuosa* 4.4, *Veronica officinalis* 2.2, *Anthoxanthum odoratum* 1.2, *Agrostis vulgaris* 1.2, *Hypericum pulchrum* 1.1, *Melampyrum pratense* 1.1, *Teucrium Scorodonia* 1.1, *Polygala serpyllacea* +, *Sarothamnus scoparius* +, *Potentilla erecta* +, *Leucanthemum vulgare* +, *Betonica officinalis* +, *Rumex acetosella* +, *Carex pallescens* +, *C. pilulifera* +, *Vulpia myuros* +.

Str. I (3 10) : *Funaria hygrometrica* 1.3, *Scleropodium purum* 2.2.

3. Bois de Courtoulin, clairière sur J₃ s ; 100 mq. ;

Str. III (2 10) : *Quercus sessiliflora* 1.2, *Fagus sylvatica* 1.2, *Corylus avellana* +, *Mespilus germanica* +, *Lonicera Periclymenum* +, *Sarothamnus Scoparius* 1.2.

Str. II (8 10) : *Anthoxanthum odoratum* 3.3, *Deschampsia flexuosa* 3.2, *Hypericum pulchrum* 2.1, *Veronica officinalis* 1.2, *Hedera Helix* 1.2, *Teucrium Scorodonia* 1.2, *Polygala serpyllacea* 1.1, *Solidago Virga-aurea* 1.1, *Holcus lanatus* 1.1, *Pteridium aquilinum* 1.1, *Fragaria vesca* +, *Luzula multiflora* +.

Str. I (6 10) : *Polytrichum formosum* 1.2, *Stereodon cupressiforme* 2.3, *Eurhynchium striatum* 1.3, *Hylocomium triquetrum* 1.2, *Thuidium tamariscinum* 1.3.

Les différences entre ces clairières et les parties boisées sont :

1° l'extension prise par certaines espèces du *Quercetum occidentale*, *Hypericum pulchrum*, *Veronica officinalis* et surtout *Deschampsia flexuosa* qui devient souvent l'espèce dominante ;

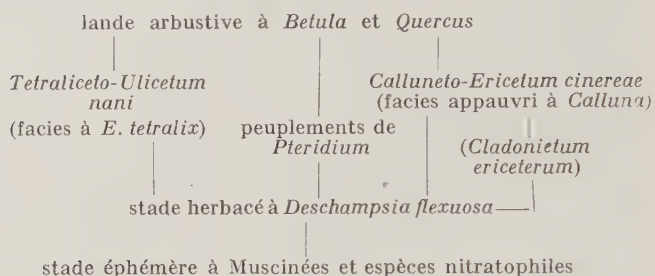
2° la floraison d'espèces héliophiles rares et stériles dans la chênaie, *Digitalis purpurea* et *Sarothamnus scoparius* ;

3° l'apparition d'espèces messicoles et nitratophiles.

Au point de vue écologique, on note une diminution de l'acidité du sol ; ainsi dans la clairière du relevé 3 ci-dessus le pH du sol à 1 cm. est de 4,5, tandis qu'il est de 3,9 seulement dans le taillis adjacent (rel. 3, tabl. 80).

Lorsque la coupe provient d'un taillis, les chênes repoussent vite de souche et la chênaie se reconstitue ; mais quand la coupe est pratiquée dans une futaie, le sol demeure nu en grande partie ; *Deschampsia* régresse alors devant *Pteridium aquilinum* ou les espèces sociales de la lande et il se constitue des peuplements de *Pteridium* ou une association de lande, *Tetraliceto-Ulicetum nani* sur sol frais d'argile à silex, ou *Calluneto-Ericetum cinereae* sur sol aride sableux. Le tableau ci-dessous résume l'évolution de la végétation par destruction du *Quercetum occidentale* :

QUERCETUM OCCIDENTALE



La presque totalité des landes non tourbeuses du Perche proviennent de la destruction, par coupes ou incendies, de la chênaie de chêne sessile. Nous avons vu, dans l'étude spéciale des landes, quelles modifications écologiques amène leur établissement et combien leur reboisement est lent et difficile. Aussi faut-il éviter les coupes totales ou trop fortes dans les futaies du *Quercetum occidentale*.

5° *Querceto-Holcetum* : quelques clairières dans ce groupement nous ont montré une persistance de la houlque et de son cortège de caractéristiques ; c'est dans cette association, dont le microclimat est le plus voisin de celui des groupements découverts, que l'influence des coupes est le plus faible.

6° *Quercetum occidentale Ilicetosum* : cette association climatique aboutissant naturel de toutes les séries progressives, est d'origine diverse ; cette origine se manifeste par l'influence très diverse des éclaircies et des coupes.

a) Sur les sols argileux ou argilo-sableux très appauvris et très acides, on observe l'évolution suivante :

— stade à Muscinées et espèces nitratophiles :

Forêt de Bellême, forte éclaircie de 1 an dans une futaie de 100 à 120 ans (voir phot. 2, pl. XXVII) :

Str. III (couv. 1/10) : *Rubus fruticosus* agg. (1.1).

Str. II (1/10) : *Senecio silvaticus* 1.3, *Deschampsia flexuosa* 1.2, *Epilobium spicatum* 1.3, *Digitalis purpurea* 1.2, *Ilex aquifolium* (1.1), *Hedera Helix* (+), *Sonchus asper* +, *Agrostis vulgaris* +, *Anthoxanthum odoratum* +, *Pteridium aquilinum* (+).

Str. I (5/10) : *Polytrichum formosum* 1.2, *Leucobryum glaucum* 1.2, *Hylocomium triquetrum* 1.2, *Stereodon cupressiforme* 3.3.

L'humus brut mis à nu se dessèche ; les mousses silvatiques, particulièrement *Leucobryum glaucum*, souffrent de cet assèche-

ment. Les Phanérogames survivent et se mélangent d'espèces nitratophiles et subrudérales, en particulier *Epilobium spicatum* et *Senecio silvaticus*, qui forment des touffes florissantes.

— stade à *Deschampsia flexuosa* : voisinant avec l'éclaircie ci-dessus, une coupe totale remontant à 9-10 ans possède la végétation suivante :

Str. III (couv. 6/10) : *Rubus* sp. 2.3, *Salix caprea* 2.1, *Sarothamnus scoparius* 1.2, *Rhamnus Frangula* 1.1, *Fagus silvatica* +, *Quercus sessiliflora* +, *Ilex aquifolium* +, *Calluna vulgaris* +, *Pinus silvestris* (50 cm.) +.

Str. II (5/10) : *Deschampsia flexuosa* 3.4, *Hypericum pulchrum* 1.2, *Teucrium Scorodonia* 1.2, *Juncus conglomeratus* 1.1, *Hedera Helix* (1.1), *Epilobium spicatum* +, *Digitalis purpurea* +, *Veronica officinalis* +, *Agrostis vulgaris* +, *Molinia caerulea* +.

L'humus brut est maintenant détruit et le sol devenu imperméable et humide ; parmi les arbustes apparaissent les espèces à semences légères, *Salix*, *Betula*, *Pinus*. La végétation nitratophile régresse.

b) Sur les sols sableux très pauvres, lorsque la myrtille est présente, une éclaircie de la futaie amène sa multiplication rapide et provoque une dégradation plus grande du sol par accumulation d'humus. Le facies à *Vaccinium* du *Quercetum occidentale* que nous avons décrit résulte d'une telle dégradation de l'association climatique sur sols stériles. Si la coupe est totale, la myrtille, espèce semi-sciophyte, régresse, et c'est un peuplement de *Deschampsia flexuosa* ou de *Pteridium*, suivi de la constitution d'une lande à *Calluna*, qui se constitue.

Ces deux modes évolutifs sont identiques à ceux du *Quercetum occidentale typique*.

c) Sur les sols moins appauvris, comme les marnes cénomaniennes du Perche et, en Basse-Normandie, les phyllades et les schistes, les éclaircies amènent de meilleures conditions édaphiques : nitrification et constitution d'un mull moins acide que l'humus brut, qui reconstituent en partie la végétation du *Querceto-Fagetum*.

Forêt de Balleroy (Calvados), forte éclaircie dans une futaie ancienne du *Quercetum Ilicetosum*, sur x ; 100 mq. :

Str. V (couv. 3/10) : *Quercus pedunculata* 1.1, *Fagus silvatica* 1.1.

Str. III (1/10) : *Sarothamnus scoparius* 1.2, *Fagus silvatica* 1.1, *Rubus fruticosus* agg. +.

Str. II (10/10) : *Deschampsia flexuosa* 2.3, *Lonicera Periclymenum* 2.1, *Stellaria Holostea* 2.2, *Milium effusum* 2.1, *Pteridium aquilinum* 1.1, *Hedera Helix* (+), *Digitalis purpurea* +, *Anthoxantum odoratum* +.

La réapparition de *Stellaria Holostea* et de *Milium effusum* en concurrence avec la Deschampsie est le résultat de ces modifications édaphiques.

D'après ce qui précède, l'éclaircie de la futaie climatique doit donc être conduite différemment selon l'état du sol ; si celui-ci n'est pas trop dégradé, une éclaircie amène de meilleures conditions édaphiques qui permettent au *Querceto-Fagetum*, plus fertile, de se reconstituer ; mais si le sol est très dégradé, des éclaircies trop fortes ne feront qu'accentuer cette dégradation et rendront la régénération très difficile. Des observations d'amélioration du sol par éclaircies ont été faites dans d'autres pays : LINDQUIST, en Suède (1931), constate que dans les hêtraies, « lorsque de bonnes conditions de lumière ne sont pas maintenues par des coupes à courts intervalles, une dégénérescence de la strate herbacée se produit souvent et que, sur substratum modérément et fortement acide, se produit fréquemment aussi une dégradation du profil du sol. L'état caractéristique de la forêt primitive revient rapidement ». BORNEBUSCH (1933), étudiant une hêtraie danoise avant son éclaircissement, puis 10 ans plus tard, constate que la végétation caractéristique de l'humus brut a été remplacée par le type *Oxalis*, lequel a été remplacé dans son aire primitive par le type *Anemone-Asperula*, tourné lui-même au type *Circaea* ; ces divers types correspondent précisément à des facies de notre *Querceto-Fagetum*.

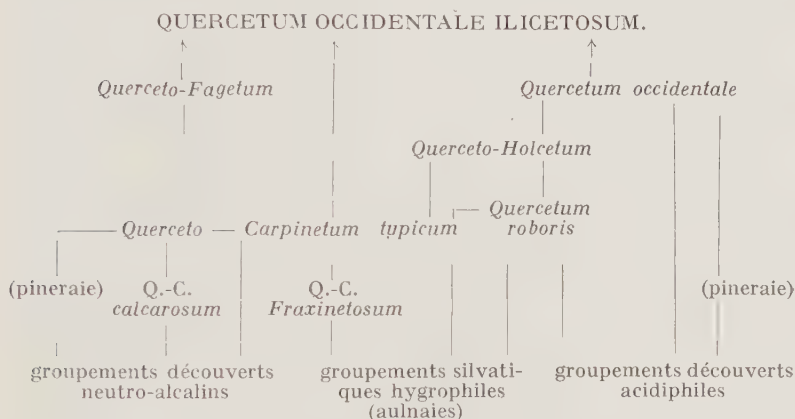
En résumé, les coupes et les éclaircies sur sols très pauvres conduisent à des conditions encore plus extrêmes sous lesquelles la lande seule peut prospérer. Sur les sols riches ou moins appauvris, les éclaircies provoquent au contraire des conditions de surface plus favorables à la végétation mésophile. La micropopulation du sol joue sans doute un rôle prépondérant dans ces modifications et son étude conduirait à des résultats du plus haut intérêt.

c) *Incendies* : les incendies sévissent parfois dans les taillis de chênes sessiles ; les stades successifs de l'évolution de la végétation sont alors identiques à ceux que nous avons décrits dans notre étude spéciale des landes. Quelques chênes et bouleaux isolés peuvent échapper à la destruction et servent de porte-graines pour le repeuplement des espaces vides, ces derniers, à graines légères, étant favorisés sur le chêne à semences lourdes.

C. ÉVOLUTION

DES ASSOCIATIONS SILVATIQUES MÉSOPHILES

Nous avons vu au cours des chapitres précédents que l'évolution naturelle des associations les amenait plus ou moins rapidement à un état où, le boisement devenant possible, un groupement silvatique s'installait. Ce groupement est, selon l'état du sol, le *Querceto-Carpinetum* ou ses sous-associations, le *Quercetum roboris* ou le *Quercetum occidentale*, dont l'évolution conduit finalement à l'état climatique final, comme le montre le tableau suivant :



Un triple facteur domine cette évolution :

1° L'uniformisation du microclimat, avec diminution de la luminosité par suite de la succession des essences à couvert de plus en plus fort ; la succession *Querceto-Holcetum* → *Quercetum roboris* → *Quercetum occidentale Ilicetosum* est sous la dépendance de la réduction de la luminosité ;

2° L'assèchement des associations les plus hygrophiles, *Quercetum roboris* et *Querceto-Carpinetum Fraxinetosum*, par abaissement du plan d'eau, par perte de vapeur d'eau sous l'influence de la transpiration des arbres, par la perméabilisation du sol sous l'influence des grosses racines et de l'enrichissement de la surface en humus ; ces deux dernières causes sont immédiatement efficaces, comme nous l'a montré l'étude du déboisement ;

3° L'appauvrissement de la surface du sol en sels minéraux et en zéolithes d'échange, amenant une acidification que la formation d'humus brut accentue rapidement ; ainsi entre le *Querceto-Carpinetum* et le *Quercetum roboris*, entre le *Querceto-Fagetum* et le *Quercetum Ilicetosum* voisins observe-t-on à peine de transitions écologiques et floristiques.

L'association est d'autant plus proche de l'état climatique que son sol est moins humide et plus lessivé : les aulnaies et le *Querceto-Carpinetum Fraxinetosum* sont très éloignés du climax climatique, alors que le *Quercetum occidentale* en est très voisin.

La notion d'association climatique est assez importante et diversement interprétée pour que nous nous y arrêtons un peu. A vrai dire, ce que nous appelons ici l'association climatique est en réalité modifié par l'homme, comme l'a bien fait ressortir récemment A. CHEVALIER (1936) ; cette modification a été étudiée plus haut. Il faut se représenter la forêt climatique primitive comme une futaie d'arbres d'âges multiples, éclaircie çà et là par la chute des individus les plus vétustes, avec un sous-bois dense où le houx, prenant des proportions arborescentes, serait dominant ; l'if, qui était alors abondant, comme l'ont pensé l'abbé LETACQ (1911) et A. CHEVALIER (1936), et aurait été détruit par l'homme à cause de sa toxicité pour les troupeaux, était peut-être représenté dans le stade climatique. Mais A. CHEVALIER, confondant sous le nom de groupement climatique l'ensemble des associations silvatiques, avance que cet ensemble « pouvait renfermer tout au plus une cinquantaine d'espèces d'arbres, d'arbustes et d'arbrisseaux vivant en mélange sans qu'aucune espèce se présentât à l'état grégaire » ; or, l'association la plus riche ne renferme que 34 arbres et arbustes, et nous avons vu d'autre part que l'équipement spécifique des diverses essences dans la lutte contre les facteurs extrêmes du milieu (en particulier pauvreté du sol et luminosité réduite) étant très différente, l'évolution naturelle de la forêt ne maintenait plus finalement en présence que 11 espèces ligneuses, dont deux arbres de première grandeur seulement, le hêtre et le chêne (chêne sessile dans le Perche), encore que ce dernier doive être à l'état naturel fortement dominé par le premier.

Le caractère climatique du *Quercetum occidentale Ilicetosum* est mis en relief par son indépendance vis-à-vis du substratum : on l'observe sur la craie marneuse comme sur les sables du Perche et

sur l'argile à silex. Si l'association climatique est beaucoup plus répandue sur sables et argile de décalcification, c'est : 1° par suite de la localisation des forêts domaniales sur ces formations ; 2° par suite du temps plus long mis par les sols riches en bases pour appauvrir leurs horizons supérieurs par éluviation ; les sols primitivement pauvres sont d'emblée prêts à porter l'association climatique, comme l'a fort bien montré TUXEN (1933).

Les sols climatiques ou *pédoclimax* sont, comme nous l'avons vu, semblables dans leurs horizons supérieurs caractérisés par une podzolisation très accentuée. Dans les territoires à climat moins océanique, comme l'Allemagne du Nord-Ouest, dont les climax ont été remarquablement étudiés par TUXEN (1932, 1933), le lessivage des horizons A est moins accentué que sur les collines pluvieuses du Nord-Ouest de la France, et l'association climatique est moins acidiphile : c'est un *Querceto-Carpinetum medio-europaeum*. Le même phytogéographe fait remarquer qu'une partie des sols de ce territoire étant primitivement plus pauvres que ceux du *Querceto-Carpinetum*, ceux-ci ne pourront jamais le porter ; ils portent une association du *Quercion roboris-sessiliflorae*, le *Querceto-Betuletum*, association permanente due à des conditions édaphiques particulières, qui est un *climax édaphique* ou « *paraclimax* ». Aux environs d'Osnabrück, TUXEN reconnaît la présence d'un climax climatique voisin du nôtre, le *Querceto-Betuletum Ilicetosum* ; « en aucun endroit du Nord-Ouest de l'Allemagne, écrit-il, ne règnent des conditions climatiques plus fortement océaniques qu'à l'éperon, fortement avancé vers le Nord-Ouest, du territoire d'Osnabrück » ; les collines du Perche et du Bocage normand, avec un climat voisin, portent une association climatique voisine.

CHAPITRE IX

LES ASSOCIATIONS SILVATIQUES HYGROPHILES

Nous comprenons sous cette dénomination les groupements silvatiques décrits sous le nom d'aulnaie, dont le caractère écologique commun essentiel est une humidité constante du sol. Nous y avons reconnu dans le Perche trois associations que nous appelons l'*Alneto-Caricetum remotae*, l'*Alneto-Macrophorbietum* et l'*Alneto-Sphagnetum*. Parmi leurs espèces communes, certaines caractérisent l'ensemble et justifient leur rapprochement en une unité supérieure, l'alliance de l'*Alnion glutinosae*.

Les aulnaies n'occupant dans le territoire du Perche qu'une surface restreinte, nous bornerons leur étude à leurs caractères floristiques, écologiques et génétiques essentiels.

A. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE ET ORGANISATION FLORISTIQUE

1. ALNETO-CARICETUM REMOTAE

C'est ce groupement qui a été décrit dans le bassin de Paris sous le nom de *Caricetum strigosae*; mais *Carex strigosa* étant rare dans le Nord-Ouest et même absent du Perche, nous avons nommé l'association par un autre *Carex* à la fois abondant et caractéristique, *Carex remota*.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

Ce groupement est presque uniquement localisé dans les forêts : 1° sur le bord plat des ruisseaux constitué d'alluvions et souvent réduit à une bande étroite; 2° dans des dépressions à peine mar-

quées du plateau d'argile à silex où affleure une nappe temporaire ; 3^o dans les lignes ombragées et délaissées sur l'argile à silex où la disparition de la strate organique rend au sol son imperméabilité. La limite avec les associations de futaie adjacentes est nettement marquée et sans transitions.

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Le bloc caractéristique est riche en espèces (voir tableau 106), mais sans exclusives, à l'exception peut-être de *Carex strigosa* qui existe au voisinage du Perche. Certaines caractéristiques, tolérantes vis-à-vis de l'éclairement, se voient dans les groupements découverts, en particulier *Deschampsia caespitosa* et *Stellaria uliginosa* (1) ; d'autres supportent une réduction d'humidité, comme *Allium ursinum*, que l'on retrouve dans le *Querceto-Carpinetum*. Parmi les accessoires, nombreuses sont les caractéristiques du *Querceto-Carpinetum* supportant une humidité plus élevée et une moindre aération du sol ; nous les avons groupées à part dans notre tableau 106 ; certaines de celles-ci sont d'ailleurs considérées par ALLORGE comme caractéristiques de l'aulnaie non tourbeuse du Vexin français.

3. STRATIFICATION ET FACIES.

Dans les « stations linéaires » des berges de ruisseaux et des lignes humides, la strate arborescente est celle de la futaie adjacente, constituée surtout par *Fagus silvatica* et *Quercus sessiliflora* qui provoquent une forte réduction de la luminosité. Lorsque l'individu d'association est plus large, il se peuple d'essences caractéristiques de l'*Alnion*, ou accessoires qui sont, par ordre d'abondance décroissante, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus pedunculata*, *Fagus silvatica*, *Corylus avellana*, *Salix cinerea* et *Betula pubescens*.

La strate arbustive (III) est dominée par *Rubus fruticosus*, constant mais rarement très abondant.

La strate herbacée (II) forme un tapis bas et souvent continu où l'on peut distinguer plusieurs facies d'aspect particulier : facies à petits *Carex*, à *Chrysosplenium*, à *Allium ursinum*, à *Ranunculus repens*, à *Circaea lutetiana*, etc., au sein desquels les espèces de faible sociabilité demeurent clairsemées.

(1) *Chrysosplenium oppositifolium*, qui caractérise les groupements découverts fontinaux dans les territoires montagneux (voir ALLORGE, 1927), se localise en plaine dans les groupements silvatiques ; nous l'avons cependant observé sur rochers suintants exposés au Nord à Saint-Léonard-des-Bois (Sarthe).

TABLEAU 105. — *Alneto-Caricetum remotæ*.

1 : forêt du Perche, près de l'Étoile; 2,3 : forêt de la Trappe, au voisinage des étangs; 4 : forêt de Bellême, au-dessus de Chêne-Galon; 5 : *id.*, à la Herse; 6 : Gréze-sur-Roc, près de la forêt de Montmirail.

Bas-Maine : 7 : forêt de Perseigne, val d'Enfer (Sarthe).

Basse-Normandie : 8 : forêt d'Ecouves aux Gatey; 9 : forêt de Balleroy (Calv.); 10 : forêt de Cinglais près de Bretteville-sur-Laize (Calv.).

		Exposition : Substr. géologique : Recouvrement (en 1/10) :	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
			plat e _v	plat a ₁	plat a ₁	plat e _v	plat e _v	plat c ₄	plat x	plat s ^{2a}	plat x	plat s ^{ag}
		Strate V :	8	9	..	5	8	..	6	9	8	..
		— IV :	..	..	10	2	1	8	+	..	2	5
		— III :	1	3	1	2	1	5	2	1	1	2
		— II :	10	4	6	10	10	6	10	9	9	10
		— I :	+	..	2	..	1	..	..	..	..	..
		Surface (en m ²) :	50	100	100	100	50	70	50	50	100	150
		CARACTÉRISTIQUES :										
H	II	<i>Carex remota</i>	1 3	2 3	+	1 3	..	..	2 3	3 3	+	+
Ch		<i>Lysimachia nemorum</i>	2 3	..	+	..	..	..	1 1	1 1	+	+
		<i>Chrysosplenium op-</i> <i>positifolium</i>	..	..	..	+	..	..	4 4	2 3	3 4	2 4
H		<i>Stellaria uliginosa</i> ...	+	..	..	..	..	..	1 1	+	..	+
		<i>Stachys silvatica</i>	1 2	..	..	+	..	1 2	..	..	..	..
		<i>Carex pendula</i>	..	..	..	3 2	2 1	..	..	..	..	..
		<i>Deschampsia caes-</i> <i>pitosa</i>	+	+	..	+	..	..	..	..	..	..
		<i>Festuca gigantea</i>	..	+	..	2 1	..	..	..	..	..	..
		<i>Agropyrum caninum</i> .	..	..	..	..	..	2 3	..	..	..	..
Ch		<i>Chrysosplenium al-</i> <i>ternifolium</i>	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
H		(<i>Cardamine silvatica</i>)	..	..	..	..	..	..	..	..	1 1	..
Gb		<i>Allium ursinum</i>	..	..	..	..	1 4	..	..	..	..	..
		CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :										
H	II	<i>Athyrium Filix-foe-</i> <i>mina</i>	1 2	..	+	+	2 3	..	1 1	1 2	1 2	1 2
P	V	<i>Alnus glutinosa</i>	..	..	..	1 1	..	..	..	..	2 2	..
	IV	—	..	..	1 3	..	+	1 2	+	..	..	1 2
	III	<i>Ribes vulgare</i>	..	..	..	..	..	2 3	..	..	..	1 3
H	II	<i>Carex laevigata</i>	..	..	..	..	..	..	1 1	+	..	+
P	IV	<i>Salix cinerea</i>	..	..	1 2	..	..	..	..	..	..	+
		<i>Betula pubescens</i>	..	..	+	..	..	..	..	..	..	1 3
		CARACTÉRISTIQUES DU FAGION :										
H	II	<i>Circaea lutetiana</i>	1 2	..	..	2 2	1 1	..	..	2 1	1 1	1 1
		<i>Carex silvatica</i>	1 1	2 2	1 1	..	..	..	..	1 2	1 2	..
		<i>Euphorbia amygdal-</i> <i>oides</i>	..	+	+	+	+	1 1	..	..	..	..
P	V	<i>Fagus silvatica</i>	..	2 1	..	..	1 1	..	..	..	..	..
	IV	—	..	+	..	1 2	..	..	..	..	1 3	..
Ch	II	<i>Veronica montana</i> ...	1 2	..	..	..	..	..	..	+	1 1	2 2
		<i>Galeobdolon luteum</i> ..	..	..	..	..	+	..	..	..	+	1 2

La strate muscinale est pauvre en espèces et toujours clairsemée.

4. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

L'association comprend deux atlantiques caractéristiques, *Chrysosplenium oppositifolium* et *Carex strigosa*, et deux caractéristiques d'alliance, *Carex laevigata* et *Ribes vulgare*; *Chrysosplenium alternifolium* et, à un degré moindre, *Betula pubescens* et *Deschampsia caespitosa*, représentent l'élément circumboréal. Parmi les compagnes, la présence d'espèces caractéristiques du *Fagion* lui confère des affinités médio-européennes. Cette association semble répandue dans tout le bassin de Paris et le Massif armoricain.

2. ALNETO-MACROPHORBIETUM.

La dénomination que nous donnons à cette aulnaie se justifie par la physionomie très particulière que lui confèrent les hautes herbes toujours présentes dans son sous-bois et qui y forment le plus souvent des peuplements denses. Elle trouve le plus souvent son origine dans la dégradation de l'association précédente avec laquelle on observe toutes les transitions.

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

L'*Alneto-Macrophorbietum* s'observe rarement dans les forêts domaniales, mais il est fréquent dans les bois plus ou moins restreints des petites vallées sur substratum alluvial ou tourbeux, et parfois sur les pentes des marnes crétacées au voisinage des affleurements (rel. 5, t. 107). Il constitue aussi le plus souvent, sous une forme appauvrie, la ceinture la plus externe de végétation des étangs eutrophes et oligotrophes (rel. 6), en contact vers l'intérieur avec le *Juncetum silvatici*, la phragmitaie ou la magnocariçaie.

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Les caractéristiques sont des lianes et des hautes herbes ; aucune d'entre elles n'est exclusive, la plupart d'entre elles se maintenant et formant même parfois des peuplements sur les aires déboisées, particulièrement en bordure des ruisseaux (*Cirsium oleraceum*, *Euphorbia stricta*, *Equisetum maximum*).

Les espèces compagnes sont ici en majorité des hélophytes capables de supporter une diminution d'éclairement, tandis que les espèces du *Fagion* y sont très rares.

3. STRATIFICATION ET FACIES.

La strate arborescente est représentée par des taillis où dominent *Salix cinerea* et *Alnus glutinosa*, avec *Betula pubescens* et *Fraxinus* effacés ; les essences du *Querceto-Carpinetum* qui étaient fréquentes dans l'association précédente, sont absentes de l'*Alneto-Macrophorbietum*.

La strate arbustive, au niveau de laquelle s'élèvent les lianes, peut devenir dense et constituer des facies, dont le plus fréquent est celui à *Rubus fruticosus*.

Parmi les herbes, deux strates principales sont à distinguer : 1^o la strate des hautes herbes (II), souvent en peuplements denses et purs, où les facies les plus fréquents sont ceux à *Carex acutiformis*, *Spiraea Ulmaria*, *Equisetum maximum*, *Phalaris arundinacea* ; 2^o La strate des espèces rampantes (II'), formant parfois une strate subcontinue sous la précédente, où *Galium palustre*, sous une forme débile et stérile, est le plus constant.

La strate muscinale est plus abondante et plus variée que dans l'association précédente.

4. SOUS-ASSOCIATION SUR TOURBE ALCALINE : LE QUERCETO-MACROPHORBIETUM THELYPTERIDOSUM.

Cette sous-association, qui constitue le « carr » des phytogéographes anglais, et décrite par ALLORGE dans le Vexin français en 1922 sous le nom de « taillis tourbeux à *Rhamnus Frangula* et *Polystichum Thelypteris* », est très rare aujourd'hui dans les tourbières alcalines du Perche où elle est réduite à quelques bosquets isolés (phot. 2, pl. XXII). Certaines aulnaies sur tourbe neutro-alcaline (rel. 1 à 4,10, tabl. 107) ont les caractères floristiques de l'association typique. Les deux relevés suivants donnent la composition floristique de la sous-association *Thelypteridosum* dans le Perche :

1. Petite tourbière à Gréez-sur-Roc, à la base des sables du Perche :

Str. IV (couv. 6/10) : *Alnus glutinosa* 2.3, *Rhamnus Frangula* 1.2, *Salix cinerea* +.
Str. III (2/10) : *Convolvulus sepium* 2.1, *Humulus lupulus* 2.1, *Rhamnus Frangula* 1.2, *Ligustrum vulgare* 1.2, *Rubus fruticosus* agg. +, *Alnus glutinosa* +, *Solanum dulcamara* +.

Str. II (9/10) : *Polystichum Thelypteris* 3.3, *Eupatorium cannabinum* 3.3, *Carex paniculata* 1.2, *Lythrum Salicaria* 1.2, *Galium uliginosum* 1.2, *Lysimachia vulgaris* 1.2, *Equisetum limosum* 1.1, *Symphytum Consolida* 1.1, *Spiraea Ulmaria* +, *Angelica silvestris* (+), *Juncus obtusiflorus* +, *J. effusus* (+).

2. Tourbière de Culoiseau à Moutiers, base des sables du Perche :

Str. IV (9/10) : *Alnus glutinosa* 3.2, *Salix cinerea* 2.2, *Betula pubescens* +.

TABLEAU 107. — *Alneto-Macrophorbietum*.

1,2 : la Grande-Trappe, derrière le monastère ; 3 : le val du Tellier à Longny ; 4 : le Mage ; 5 : la Dougère à Bretoncelles ; 6 : étang de Bois-Vinet au Plessis-Dorin ; 7 : les Barres près la Trappe, bords de l'Iton ; 8 : Brezolettes entre les étangs du Gré et du Cachot ; 9 : la Bâtisse à Longny.

Basse-Normandie : 10 : tourbière de Chicheboville près Caen.

			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
		Exposition :	plat	plat	plat	plat	W	plat	plat	plat	plat	plat	
		Pente :	..	..	..	..	15°	..	..	..	..	..	
		Substr. géologique:	t	t	t	t	c ₄ m	M	a ²	a ²	a ²	t	
		Recouvrement (en 1/10) :											
		Strate V :	..	..	..	..	1	1	..	..	..	..	
		— IV :	8	8	8	8	5	10	6	8	8	9	
		— III :	1	+	1	7	2	4	2	2	2	3	
		— II :	9	9	8	5	10	6	10	9	8	6	
		— I :	1	1	1	+	..	4	..	2	5	1	
		Surface (en m ²) :	50	100	100	100	150	100	50	100	100	100	Présence
		CARACTÉRISTIQUES :											
P	III	<i>Solanum dulcamara</i> ...	(+.)	+	1 2	(+.)	(+.)	(+.)	..	(+.)	(1 1)	(1 1)	5
H		<i>Calystegia sepium</i> ...	..	..	(+.)	2 1	(1 1)	..	(1 2)	..	2 1	1 2	3
		<i>Humulus lupulus</i> ...	(1 1)	(1 1)	1 2	..	..	..	(1 2)	..	(+.)	(+.)	
	II	<i>Cirsium oleraceum</i> ...	..	..	1 2	1 1	..	..	..	..	..	1 2	2
		<i>Geum rivale</i>	2 3	..	..	..	..	..	1 3	..	..	..	1
Grh		<i>Equisetum maximum</i>	..	..	..	(4 4)	..	(+.)	..	..	..	..	
P	III	<i>Rubus Idaeus</i>	..	..	..	..	..	..	..	1 2	..	..	
H	II	<i>Dipsacus pilosus</i> ...	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	
		<i>Euphorbia stricta</i> ...	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	
		CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :											
P	IV	<i>Salix cinerea</i>	2 2	2 2	+	..	..	2 3	3 3	3 3	1 2	1 3	4
		<i>Alnus glutinosa</i>	..	2 2	4 4	4 4	..	2 2	..	1 2	1 2	+	
	III	—	..	..	..	..	+	..	..	..	1 1	+	2
	IV	<i>Betula pubescens</i> ...	..	..	..	..	..	..	+	+	3 3	..	
H	II	<i>Athyrium Filix foemina</i>	+	..	+	..	..	..	..	..	1 2	..	
P	III	<i>Ribes vulgare</i>	+	..	..	..	..	..	..	..	1 2	..	1
H	II	<i>Agropyrum caninum</i> ...	..	..	..	..	..	..	1 2	..	..	..	
		COMPAGNES PRINCIPALES :											
P	III	<i>Rubus fruticosus</i> agg.	+	+	1 2	1 1	..	1 2	1 2	1 2	1 2	1 3	5
H	II	<i>Spiraea Ulmaria</i>	2 1	3 2	2 1	1 2	..	2 3	1 1	(+.)	..	..	4
		<i>Eupatorium Cannabinum</i>	1 2	1 2	..	1 1	2 3	..	+	1 1	2 2	1 1	
	II'	<i>Galium palustre</i>	+	..	..	..	..	2 1	(+.)	1 2	(1 1)	(+.)	3

			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
		COMPAGNES PRINCIPALES :											
	II	<i>Angelica silvestris</i> ...	.	.	+	(+.)	+	(+.)	.	(+.)	.	(+.)	
		<i>Phragmites commu-</i> <i>nis</i>	(1 3)	(+.)	.	.	(1 2)	(1 1)	.	.	2 3	2 3	
		<i>Geranium Robertia-</i> <i>num</i>	+	+	1 2	+	.	.	.	.	.	+	
Grh		<i>Carex acutiformis</i> ...	(3 2)	3 2	3 3	(2 2)	.	.	(1 3)	.	.	.	
M	I	<i>Eurhynchium stria-</i> <i>tum</i>	.	+	1 2	.	.	.	.	1 3	1 3	1 2	
P	III	<i>Rhamnus Frangula</i> ...	.	.	.	.	+	2 2	+	+	.	.	2
		<i>Viburnum Opulus</i> ...	.	.	.	.	.	.	1 2	+	+	1 2	
		<i>Ligustrum vulgare</i> ...	1 2	.	.	.	.	.	+	.	.	1 3	
		<i>Prunus fruticans</i> ...	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	
Ch	II'	<i>Hedera helix</i>	(1 3)	.	.	.	(3 3)	.	.	(1 2)	.	.	
H	II'	<i>Viola silvestris</i>	+	.	.	.	(+.)	.	.	+	+	.	
	II	<i>Cirsium palustre</i>	(+.)	.	.	.	+	.	.	(+.)	.	.	
		<i>Mentha aquatica</i>	.	.	+	.	.	1 1	.	.	.	.	
Grh		<i>Iris pseudacorus</i>	(+.)	(+.)	.	.	.	1 1	.	.	.	.	
		<i>Equisetum palustre</i> ...	(1 1)	.	.	(+.)	.	.	.	.	(+.)	(+.)	
M	I	<i>Mnium undulatum</i> ...	1 3	.	1 3	+	.	.	.	.	.	.	2
P	III	<i>Fraxinus excelsior</i> ...	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	
	IV	— — ..	.	.	.	.	2 1	1 2	.	.	.	.	1
	V	— — ..	.	.	.	.	1 1	+	.	.	.	.	
	IV	<i>Betula verrucosa</i>	2 2	.	.	.	2 2	.	.	.	.	.	
	III	<i>Corylus avellana</i>	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	
		<i>Rosa sp.</i>	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	
		<i>Lonicera Periclyme-</i> <i>num</i>	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	
H	II	<i>Caltha palustris</i>	+	.	.	.	.	1 1	.	.	.	.	
		<i>Valeriana officinalis</i> .	1 2	.	.	.	.	.	(+.)	.	.	.	
		<i>Symphytum Conso-</i> <i>lida</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1 1	
		<i>Mercurialis perennis</i> .	.	.	.	.	.	.	1 3	.	+	.	
		<i>Lysimachia vulgaris</i> .	.	.	.	.	.	.	1 1	1 1	.	.	
		<i>Carex paniculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	2 2	(2 2)	.	
		<i>Juncus effusus</i>	.	.	.	.	.	(1 2)	.	(+.)	.	.	
		<i>Molinia caerulea</i>	.	.	.	.	.	.	.	1 2	1 1	.	
Grh		<i>Equisetum limosum</i> ..	.	.	(1 1)	.	.	.	.	(1 1)	.	.	

Observés une fois : P (IV) *Corylus avellana* (1), *Quercus robur* (1), *Salix fragilis* (10); Ch (II) *Lysimachia nummularia* (6); H (II) *Melandryum silvestre* (1), *Epilobium hirsutum* (5), *E. parviflorum* (3), *E. tetragonum obscurum* (2), *Lythrum Salicaria* (2), *Euphorbia amygdaloides* (1), *E. dulcis* (7), *Lycopus europaeus* (6), *Carex pallescens* (1), *Baldingera arundinacea* (7, dt.), *Polygatum spinulosum* (1), *Glyceria fluitans* (8), *Urtica dioica* (10), (II') *Potentilla reptans* (6), *Hydrocotyle vulgaris* (6); Grh (II) *Polygonatum multiflorum* (9); T (II') *Stellaria media* (8); M (1) *Mnium stellare* (9), *Climacium dendroides* (2), *Acrocladium cuspidatum* (9), *Thuidium tamariscinum* (8).

Str. III (5/10), *Rubus fruticosus* 2.3, *Rhamnus Frangula* 1.2, *Solanum dulcamara* +.

Str. II (7/10) : *Polystichum Thelypteris* 2.3, *Equisetum maximum* 2.3, *Eupatorium Cannabinum* 2.2, *Lysimachia vulgaris* 2.2, *Polystichum Filix-mas* 1.1, *Juncus obtusiflorus* 1.1, *Mentha aquatica* (+), *Molinia caerulea* +, *Athyrium Filix-foemina* +.

Cette végétation est trop voisine de celle de l'*Alneto-Macrophorbietum* pour que nous la considérions comme une association distincte ; elle en possède en particulier toutes les caractéristiques d'association et d'alliance. Toutefois nous la détachons en une sous-association par suite de la présence de trois caractéristiques électives, *Polystichum Thelypteris*, *Carex paniculata* et *Carex paradoxa*, cette dernière manquant au Perche, mais représentée près de ses limites. La présence parmi les compagnes d'espèces survivantes du *Schaeneto-Juncetum*, association de la tourbière alcaline non boisée, éloigne également ce groupement de l'association typique.

La strate arborescente est fortement dominée par l'aulne ; la bourdaine est constante dans la strate arbustive ; la strate herbacée est pauvre en espèces dont les peuplements forment divers facies.

5. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

L'élément atlantique est à peine représenté dans l'association ; *Geum rivale* et *Cirsium oleraceum*, à la limite Sud-Ouest de leur aire dans le Nord du Perche, représentent l'élément circumboréal. L'aire de l'*Alneto-Macrophorbietum* doit déborder largement du Domaine atlantique.

3. ALNETO-SPHAGNETUM.

C'est cette association qui a été décrite par ALLORGE dans le Vexin français sous le nom de « taillis tourbeux à Sphaignes et *Carex laevigata* ».

1. LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE.

L'aulnaie à Sphaignes est rare et très restreinte parmi les tourbières du Perche (phot. 2, pl. XXI), qui sont actuellement à peine boisées ; par contre elle est assez fréquente sur les rives des ruisseaux encaissés dans l'argile à silex des plateaux, dans la même station que l'*Alneto-Cáricetum remotae* et voisinant parfois avec celui-ci.

TABLEAU 108. — *Alneto-Sphagnetum*.

1 : forêt de Bellême, au-dessus de Chêne-Galon ; 2 : id., à la Herse ; 3 : forêt du Perche, vers Randonnai ; 4 : bois de Voré à Regmalard ; 5 : forêt de Vibraye, ruisseau des Fresnay.

Basse-Normandie : 6 : bois de Goult, au Nord de la forêt d'Ecouves.

Bas-Maine : 7 : tourbière du Fourneau à Pré-en-Pail (Mayenne).

			1	2	3	4	5	6	7
		Exposition :	plat	plat	plat	plat	plat	plat	plat
		Recouvrement (en 1/10) :	9	8	10	10	10	10	..
		Strate IV :							
		— III :	1	2	+	..	1	1	..
		— II :	3	4	7	5	6	6	..
		— I :	10	10	9	8	9	10	..
		Surface (en mq.) :	100	100	50	50	70	100	..
		CARACTÉRISTIQUES :							
H	II	<i>Blechnum spicant</i>	1 1	1 3	+	1 2	(+.)	(+.)	+
		<i>Polystichum spinulosum</i>	2 2	1 2	1 2	1 1	..	1 2	+
		<i>Osmunda regalis</i>	(+.)	..	..	..	1 3	2 3	..
M	I	<i>Trichocolea tomentella</i>	..	1 3	..	..	1 2	..	..
H	II	<i>Polystichum dilatatum</i>	..	..	..	..	1 1	..	..
M	I	<i>Pterigophyllum lucens</i>	..	1 3	..	..	..	..	..
		<i>Sphagnum squarrosum</i>	..	..	1 3	..	..	..	..
		(<i>Sphagnum fimbriatum</i>).....	..	..	..	..	..	..	+
		CARACTÉRISTIQUES DE L'ALLIANCE :							
P	IV	<i>Salix cinerea</i>	+	2 2	4 3	4 3	+	2 2	dt
		<i>Betula pubescens</i>	4 4	3 3	1 1	1 2	2 2	3 2	+
	III	— —	..	1 1	..	..	..	..	..
	IV	<i>Alnus glutinosa</i>	..	..	..	1 1	2 2	..	..
	III	— —	..	..	..	..	+	..	..
H	II	<i>Carex laevigata</i>	1 1	..	..	..	+	..	..
		<i>Athyrium filix-faemina</i>	..	2 2	..	..	1 1	1 1	+
		COMPAGNES PRINCIPALES :							
P	III	<i>Rubus fruticosus</i> agg.....	1 2	1 3	+	..	1 2	+	+
M	I	<i>Sphagnum cymifolium</i> (1).....	4 4	4 4	4 4	4 3	4 4	3 3	..
P	II	<i>Lonicera periclymenum</i>	..	+	1 1	..	+	+	..
H		<i>Juncus effusus</i>	(+.)	1 2	2 2	..	..	(1 2)	+
		<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	..	..	(2 1)	(1 1)	(+.)	..	..
		<i>Galium palustre</i>	..	..	(1 1)	(+.)	1 2	..	..
		<i>Scutellaria minor</i>	..	..	2 1	1 1	2 2	..	..
		<i>Molinia caerulea</i>	..	1 2	..	..	..	2 2	..
P	III	<i>Rhamnus Frangula</i>	..	1 2	..	..	..	+	+
	IV	— —	..	..	+	..	..	..	..
M	I	<i>Polytrichum commune</i>	+	1 2	+	..	..	..	..
		<i>Thuidium tamariscinum</i>	1 2	+	..	..	1 3	..	..
		<i>Mnium hornum</i>	+	..	..	+	..	..	..
		<i>Mnium undulatum</i>	..	+	..	..	+	..	..
H	II	<i>Luzula multiflora</i>	..	+	..	..	+	..	..

(1) Et var. *squarrosulum*.

Observés une fois : P (IV) *Populus Tremula* (3), (III) *Populus Tremula* (2), *Sorbus aucuparia* (6), *Viburnum Opulus* (3) ; Nph (II) *Vaccinium Myrtillus* (6), *Calluna vulgaris* (2) ; Ch (II) *Hedera Helix* (7) ; H *Viola silvestris* (5), *Oxalis acetosella* (2), *Spiraea Ulmaria* (7), *Ajuga reptans* (3), *Juncus supinus* (5), *Luzula pilosa* (1), *Carex pendula* (1), *C. silvatica* (5), *C. echinata* (5), *Glyceria fluitans* (5), *Agrostis canina* (7), *Cirsium palustre* (7) ; Grh *Convallaria maialis* (2) ; M *Aulacomnium palustre* (2), *Acrocladium cuspidatum* (5), *Hylocomium triquetrum* (1), *Aneura multifida* (5).

2. DEGRÉ DE FIDÉLITÉ DES ESPÈCES.

Si les quatre Muscinées caractéristiques figurant au tableau 108 sont à peu près exclusives, il n'en est pas de même des plantes vasculaires : *Blechnum spicant*, acidiphile peu sensible à l'humidité du substratum, se voit, bien que très rarement dans le Perche, parmi les chênaies acides, et fréquemment sur les bords des fossés longeant les lignes et routes forestières ; *Osmunda regalis* se trouve, à l'état isolé, parmi les Bruyères à Sphaignes, où il pourrait être le survivant d'un stade antérieurement boisé ; *Polystichum spinulosum* et *dilatatum* existent dans tous les groupements silvatiques frais. L'absence de Phanérogames caractéristiques est à noter. Les accessoires sont surtout des silvatiques ubiquistes et des espèces transgressives de la chênaie acide (*Vaccinium*, *Convallaria*).

3. STRATIFICATION ET FACIES.

La strate arborescente est un taillis de *Salix cinerea* et *Betula pubescens* ; contrairement à l'association précédente, l'aulne y est exceptionnel. La strate arbustive est clairsemée et pauvre en espèces. La strate suffrutescente-herbacée est généralement dominée par les fougères, qui lui donnent une physionomie particulière. Quant à la strate muscinale, c'est la strate caractéristique de l'association par l'abondance des Sphaignes qui couvrent presque toute la surface, *Sphagnum cymbifolium* y constituant le facies le plus fréquent, souvent sous sa variété *squarrosulum*.

4. AIRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ASSOCIATION.

Pterigophyllum lucens parmi les caractéristiques d'association, *Carex laevigata* parmi les caractéristiques d'alliance, *Scutellaria minor* parmi les accessoires appartiennent à l'élément atlantique ; *Betula pubescens* représente abondamment l'élément circumboréal, alors que le fond de la végétation est euro-sibérien. L'*Alneto-Sphagnetum* est largement répandu dans les territoires siliceux du Domaine atlantique français, où il a été plusieurs fois analysé floristiquement.

B. SYNÉCOLOGIE

DES ASSOCIATIONS SILVATIQUES HYGROPHILES

Bien que la strate arborescente imprime aux aulnaies une écologie comparable à celle des associations silvatiques mésophiles par bien des caractères, elles s'éloignent de ces dernières par la teneur

élevée en eau du sol et les caractères écologiques qui en sont la conséquence : humidité de l'air, régime thermique et mauvaise aération du sol, accumulation de tourbe.

1. FACTEURS MICROCLIMATIQUES

1. LUMINOSITÉ.

Le climat lumineux des aulnaies varie sensiblement avec les essences qui les constituent et leur état d'exploitation.

a) *Alneto-Caricetum* : lorsque ce groupement est réduit à une bande étroite et couvert uniquement par les essences des associations mésophiles voisines, hêtre et chêne sessile, sa luminosité au niveau de ses strates inférieures est très diminuée en phase d'ombre ; elle est identique à celle des futaies voisines ou légèrement supérieure par suite des vides réduits laissés par les couronnes des arbres voisins. Lorsqu'il y a une strate arborescente propre, ce sont les essences à couvert fort et moyen qui dominent sur les essences à couvert léger, *Salix* et *Betula*. Nos mesures effectuées au niveau de la strate herbacée en phase d'ombre nous ont révélé, sous une strate arborescente continue, une luminosité relative de 3,0 à 18,8%.

b) *Alneto-Macrophorbietum* : ce groupement ne comprenant que des essences à couvert léger, l'intensité lumineuse relative en phase d'ombre est de 16,5 à 36% d'après nos mesures sous une strate arborescente continue, la plus faible luminosité étant sous l'aulne et la plus forte sous le bouleau pubescent. La strate herbacée supérieure étant généralement dense, la luminosité au niveau des strates inférieures est fortement réduite.

c) *Alneto-Sphagnetum* : la luminosité relative y varie dans les mêmes limites que dans l'association précédente : 18,6 à 40,5% ; les luminosités les plus basses y sont cependant exceptionnelles par suite de la rareté de l'aulne, surtout à l'état de peuplements purs.

La végétation arborescente caractéristique des aulnaies, constituée d'espèces à couvert léger, est nettement héliophile et éliminée par les essences à couvert plus dense ; ainsi les aulnes, saules et bouleaux ne peuvent apparaître dans l'*Alneto-Caricetum* que dans les étroites clairières ménagées par les hêtres et les chênes voisins.

La végétation herbacée varie, dans ses relations avec la luminosité, avec les associations. Celle de l'*Alneto-Caricetum*, association

ombragée, est en grande partie sciophile préférante ; deux des caractéristiques cependant, *Stellaria uliginosa* et *Deschampsia caespitosa*, de faible valeur, sont indifférentes aux variations de luminosité.

La végétation herbacée de l'*Alneto-Macrophorbietum* est beaucoup plus plastique vis-à-vis de ce facteur. Ses caractéristiques survivent fort bien au déboisement et peuvent même constituer de véritables peuplements dans les prairies marécageuses et sur le bord des ruisseaux sur l'emplacement d'aulnaies détruites. Ses espèces compagnes sont surtout des héliophiles tolérantes, pouvant se maintenir à l'état stérile sous la strate arborescente (indiquées entre parenthèses dans les relevés du tableau 107). Par suite de la réduction de la luminosité provoquée par les strates supérieures, le développement des strates inférieures est sous l'influence des premières et en rapport inverse de celles-ci : la réduction de l'éclairement est à l'origine du balancement qui se produit dans la densité des strates successives.

La végétation herbacée caractéristique de l'*Alneto-Sphagnetum* est sciophile exclusive en ce qui concerne les Muscinées et seulement préférante en ce qui concerne les fougères ; la préférence de ces dernières pour les stations ombragées semble due à la diminution de transpiration qui en résulte plutôt qu'à une véritable sciophilie, ainsi que l'a avancé SEIFRIZ en 1924. Les conditions édaphiques de l'aulnaie à Sphaignes étant semblables à celles de la Bruyère à Sphaignes, c'est par ses conditions climatiques, d'éclairement en particulier, que ces deux groupements diffèrent, ces conditions suffisant à modifier presque toute la végétation.

2. TEMPÉRATURE DU SOL.

La température du sol est en moyenne plus basse et plus régulière encore dans les aulnaies que dans les associations silvatiques mésophiles, par suite de la grande quantité d'eau qu'il renferme. La légèreté du couvert exerce par contre une influence opposée, de telle sorte qu'un sol d'*Alneto-Macrophorbietum* dont le taillis a été éclairci peut subir un échauffement diurne plus grand qu'un sol de futaie mésophile très ombragée, comme le montre l'exemple du graphique fig. 32. La comparaison des aulnaies avec les associations hygrophiles découvertes nous a montré que la température du substratum est encore plus régulière dans les premières, par suite de la présence de la végétation arborescente ; DACHNOWSKI aux Etats-Unis (1911) et

FIRBAS en Europe centrale (1931) ont fait des observations identiques.

Les associations d'aulnaie fortement ombragées sont donc celles dont le sol subit les plus faibles variations thermiques, sous la double influence de la strate arborescente et du contenu élevé en eau du substratum.

3. TEMPÉRATURE DE L'AIR.

L'échauffement diurne du sol est toujours inférieur à celui de l'air sus-jacent, dont la stratification thermique montre un abaissement de température vers la surface du sol; la présence d'une végétation herbacée élevée et dense accentue cette stratification par son rôle protecteur contre l'échauffement et les mouvements de l'air. La plus grande différence de température que nous ayons notée est de 6°,2 entre 150 et 5 cm. par journée chaude dans l'*Alneto-Macrophorbietum*.

La comparaison entre la température de l'air dans les aulnaies et dans les autres groupements montre des variations d'une association à l'autre. L'*Alneto-Caricetum* présente le même climat thermique que les futaies mésophiles environnantes, avec une température diurne généralement inférieure cependant au voisinage du sol. Les deux autres associations d'aulnaie montrent une température diurne plus élevée en moyenne à 150 cm. que celle des associations silvatiques mésophiles, mais plus basse à 5 cm. du sol.

La végétation des strates inférieures des aulnaies est celle qui est soumise aux maxima les plus bas parmi l'ensemble de la végétation terrestre du Perche. Ce facteur thermique ne semble cependant pas jouer un rôle limitant vis-à-vis des espèces végétales.

4. HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE.

a) *Déficit de saturation* : le déficit de saturation diminue très fortement au voisinage du sol sous la double influence de l'abaissement thermique (en jour) et de l'évaporation à la surface du substratum très humide; le plus grand déficit que nous ayons observé est de 13,9 mm. à 150 cm. contre 1,45 mm. seulement à 5 cm., soit 10,4% du déficit à 150 cm. Une vingtaine de mesures faites dans l'*Alneto-Macrophorbietum* et dans l'*Alneto-Sphagnetum* nous ont donné les résultats suivants en % du déficit de saturation à l'air libre à 150 cm. :

découvert, 150 cm.....	100
aulnaies, 150 cm.....	81
aulnaies, 5 cm.....	23

La comparaison avec le tableau 92 montre un déficit de saturation à 5 cm. du sol en phase d'ombre de deux à trois fois moindre que celui des associations silvatiques mésophiles.

b) *Evaporation* : des mesures d'évaporation faites simultanément dans l'*Alneto-Macrophorbietum* et d'autres associations pendant une journée nous ont donné les résultats suivants, en pourcentage d'une station standard découverte :

découvert, 30 cm.....	100
<i>Querceto-Carpinetum</i> , sous <i>Corylus</i> , 5 cm.....	18
<i>Quercetum Ilicetosum</i> , 5 cm.....	15,5
<i>Alneto-Macrophorbietum</i> (rel. 2, t. 107), 5 cm.....	10

Le détail de la marche diurne de l'évaporation, ainsi que du déficit de saturation, est donné dans le graphique fig. 30. C'est dans l'aulnaie, après la tourbière à Hypnacées, que nous avons observé la plus faible évaporation au voisinage du sol. C'est également dans un bois marécageux à végétation d'aulnaie que WALTER (1928), opérant simultanément dans différents groupements des environs de Lunz avec des évaporimètres Piche, observa la plus faible évaporation.

Le faible pouvoir évaporant de l'air, joint à la forte humidité du sol, favorise le développement des espèces hygrophiles ; c'est en particulier à l'état hygrométrique élevé de l'atmosphère que certaines fougères doivent leur exubérance dans les aulnaies.

2. FACTEURS ÉDAPHIQUES

1. CONSTITUTION PHYSIQUE DU SUBSTRATUM.

L'*Alneto-Sphagnetum*, l'*Alneto-Macrophorbietum Thelypteridosum* et parfois l'A.-M. typique sont établis sur substratum tourbeux d'épaisseur très variable. L'*Alneto-Caricetum* se trouve toujours, dans le Perche, sur sol minéral plus ou moins mélangé de matières organiques. La température basse et la mauvaise aération du sol ralentissent la décomposition de la litière, qui subit aux endroits les plus humides les processus de décomposition anaérobie. Des mesures de teneur en matières organiques du sol des aulnaies non tourbeuses nous ont révélé une teneur de 25,4 à 44,7% à 5 cm.

2. RÉACTION DU SOL.

L'apport de litière a une influence sur la réaction du sol ; or, la litière fraîche des essences d'aulnaies a, d'après nos mesures, un pH de 5,6-6,0 pour *Betula pubescens* (5 mesures), 6,7-6,9 pour *Alnus glutinosa* (4 mesures) et 6,8-7,0 pour *Salix cinerea* (4 mesures), alors que les essences mésophiles ont une litière d'acidité minimum de 6,5 (tabl. 95). La litière des aulnaies a donc un rôle neutralisant.

D'autre part, la teneur élevée en eau du sol limite notablement les mouvements descendants de celle-ci et par conséquent l'éluviation des bases du sol. Aussi l'*Alneto-Caricetum*, avec un pH de 5,0 à 6,5 dans les 10 premiers centimètres, est-il sensiblement moins acide que le *Querceto-Fagetum* et le *Quercetum Ilicetosum* qui se trouvent dans le Perche sur un substratum cependant identique. L'*Alneto-Macrophorbietum*, sur substratum très varié, a d'après nos mesures une réaction de 5,8 à 7,7, la plus forte alcalinité étant atteinte dans les aulnaies de pente sur marne cénomaniennne (rel. 5). Quant à l'*Alneto-Sphagnetum*, la présence des Sphaignes et l'acidité originelle des eaux de la nappe affleurante le rendent nettement acidiphile : le pH de l'eau d'expression de la tourbe dans les 10 premiers centimètres et des Sphaignes vivantes est de 3,7 à 4,2 ; cette acidité est comprise dans les limites de celle de la Bruyère à Sphaignes ou *Tetraliceto-Sphagnetum* ainsi que des chênaies à couche d'humus brut.

L'*Alneto-Macrophorbietum* qui, dans le Perche, est l'aulnaie la plus basiphile, est constitué : 1° d'espèces basiphiles strictes absentes des autres aulnaies, ou seulement préférantes, qui sont la plupart des caractéristiques et quelques accessoires, en particulier les survivantes de la tourbière à Hypnacées dans la sous-association *Thelypteridosum* ; 2° d'espèces plus ou moins indifférentes à la concentration en ions H, qui sont les caractéristiques de l'alliance et la plupart des accessoires.

L'*Alneto-Caricetum remotae*, faiblement à moyennement acidiphile, est constitué d'espèces indifférentes et neutro-basiphiles tolérantes ; parmi ces dernières figurent les caractéristiques du *Querceto-Carpinetum* abondantes dans l'association.

L'*Alneto-Sphagnetum* est dominé par contre par les acidiphiles turficoles et se rapproche par ce caractère des associations silvatiques mésophiles du *Quercion*, avec lesquelles il partage quelques espèces.

Le rôle sélectif joué par la forte acidité, qui approche ici de sa limite maximum, est très marqué : alors que l'*Alneto-Caricetum* renferme 77 plantes vasculaires, l'*Alneto-Sphagnetum* n'en comporte que 37. Parmi les essences arbustives et arborescentes, la disparition de *Fraxinus excelsior*, *Ligustrum vulgare*, *Corylus avellana* est due à ce facteur, ainsi que la raréfaction d'*Alnus glutinosa*.

Notons enfin que l'amplitude de variation du pH des associations d'aulnaies va diminuant avec leur acidophilie croissante, fait que nous avons mis plusieurs fois en évidence au cours de cette étude.

3. NITRIFICATION.

La présence dans l'*Alneto-Macrophorbietum* et dans l'*Alneto-Caricetum* d'espèces réputées « *nitratophiles* », comme *Urtica dioica*, *Rubus Idaeus*, *Lysimachia nummularia*, *Geranium Robertianum*, *Galeopsis Tetrahit*, indique une bonne teneur en azote du sol dans ces associations. Leur absence de l'aulnaie à Sphaignes paraît imputable à sa forte acidité.

4. ESPACES PORIFÈRES, TENEUR ET CAPACITÉ EN EAU ET EN AIR.

Des séries de mesures effectuées dans l'*Alneto-Macrophorbietum* sur sol minéral et dans l'*Alneto-Caricetum* nous ont montré des espaces porifères occupant un volume de 54,5 à 69,3%, une capacité en eau de 39,7 à 43,1% et une capacité en air de 2,4 à 11,6%. Ces résultats sont très comparables à ceux que nous avons obtenus dans le *Querceto-Carpinetum*. Les différences entre ces associations résident dans le contenu en eau et en air du sol.

Le contenu en eau des aulnaies sur substratum tourbeux est constamment très élevé : 125 à 480% à 5 cm. d'après des prélèvements faits en toute saison. Dans l'*Alneto-Macrophorbietum* sur sol minéral, il peut subir de fortes fluctuations, pouvant s'abaisser à moins de 30% (29,5 le 11-IX-35, rel. 1 du tabl. 107). Le contenu en eau de l'*Alneto-Caricetum* est plus régulier et moins élevé en moyenne, nos prélèvements nous ayant indiqué un contenu à 5 cm. variant de 26,6 à 102%. L'amplitude des variations du contenu en eau va donc en s'abaissant avec la diminution de l'hygrophilie de l'association.

Le contenu en air, à l'inverse de celui en eau, est toujours faible : 3,8 à 16,0% dans les aulnaies sur sol minéral.

La végétation des aulnaies est donc soumise à une forte et constante humidité du sol, ainsi qu'à une mauvaise aération des organes souterrains, ce dernier caractère jouant un rôle sélectif important

dans la végétation. L'humidité du sol et sa mauvaise aération accomplissent ce rôle sélectif d'autant plus intensément qu'elles sont plus proches de leur limite, maximum pour la première et minimum pour la seconde : ainsi le *Querceto-Carpinetum* mésophile renferme 102 plantes vasculaires, l'*Alneto-Caricetum* 77 et l'*Alneto-Macrophorbietum* seulement 68, bien que ce dernier se trouve dans des conditions plus favorables d'éclairement. L'*Alneto-Caricetum* renferme un certain nombre d'espèces mésophiles tolérantes qui manquent à l'*Alneto-Macrophorbietum* plus hygrophile, en particulier les caractéristiques du *Fagion*.

En résumé, le facteur écologique commun aux aulnaies et caractéristique de celles-ci est la forte teneur en eau du sol, provoquée elle-même par la présence au voisinage immédiat de la surface d'une nappe aquifère. La localisation respective des trois associations est déterminée par des variations dans la luminosité, la teneur en eau du sol et son acidité. L'association où le milieu provoque la plus forte sélection est l'*Alneto-Sphagnetum*, vivant dans des conditions-limite d'acidité, d'humidité et de luminosité ; celle qui subit la moins forte sélection et se rapproche le plus des groupements mésophiles est l'*Alneto-Caricetum remotae*, peu acide et moins hygrophile que les deux autres aulnaies.

3. FORMES BIOLOGIQUES

1. SPECTRE BIOLOGIQUE.

Le spectre biologique des trois associations d'aulnaie est le suivant :

	<i>Alneto-Caricetum</i>		<i>Alneto-Macrophorb.</i>		<i>Alneto-Sphagnetum</i>	
P :	12, soit	15,5 %	19, soit	28,1 %	9, soit	24,3 %
Nph :	0	0,0	0	0,0	2	5,4
Ch :	8	10,3	2	2,9	1	2,7
H :	49	63,9	40	58,7	24	64,9
G :	7	9,0	7	8,8	1	2,7
T :	1	1,3	1	1,5	0	0,0

La faible proportion de phanérophytes dans l'*Alneto-Caricetum* est due surtout à ce qu'il ne possède que rarement une strate arborescente propre et bien développée. Les nanophanérophytes ne sont représentées que dans l'aulnaie à Sphaignes : ce sont des oligotrophytes acidiphiles.

La forte proportion de chamaephytes dans l'*Alneto-Caricetum*, identique à celle des associations du *Fagion*, fait ressortir la parenté écologique de ces groupements.

La proportion d'hémicryptophytes, bien supérieure à celle des associations silvatiques mésophiles, est en rapport avec la plus grande humidité des aulnaies.

Les géophytes, assez bien représentées dans les aulnaies neutres et peu acides, sont réduites dans l'aulnaie à Sphaignes à une espèce accidentelle, *Convallaria maialis*.

Les thérophytes sont représentées dans les aulnaies seulement par deux espèces nitratophiles, pour les mêmes raisons que dans les associations silvatiques mésophiles.

En résumé, le spectre biologique de l'*Alneto-Caricetum* et de l'*Alneto-Macrophorbietum*, à substratum alcalin ou peu acide, généralement minéral, se rapproche beaucoup de celui des associations du *Fagion*. Le spectre de l'*Alneto-Sphagnetum*, à substratum de tourbe très acide, est comparable à celui des associations du *Quercion*. Le parallélisme des caractères écologiques influe sur celui des formes biologiques.

2. PÉRIODICITÉ DE L'ASSIMILATION.

La périodicité de l'assimilation de la végétation des aulnaies est caractérisée par une forte proportion d'espèces à assimilation continue, en particulier les chamaephytes et une partie des hémicryptophytes (*Carex* caractéristiques, *Deschampsia*, *Brachypodium silvaticum*, etc.); les géophytes sont à assimilation continue (*Equisetum*, *Asperula*) ou vernale-estivale. L'absence d'espèces à assimilation prévernale semble due à l'humidité du sol qui entrave l'échauffement de celui-ci.

4. FACTEURS BIOTIQUES

1. COMPÉTITION ENTRE VÉGÉTAUX.

La compétition interspécifique est maximum dans l'*Alneto-Caricetum*, aulnaie dont les facteurs écologiques sont le moins extrêmes; elle est minimum dans l'*Alneto-Sphagnetum*, où les facteurs écologiques sont plus extrêmes et exercent une action sélective plus importante.

La compétition intraspécifique est plus vive, par suite des

nombreuses espèces à coefficient de sociabilité élevé. La cohabitation de deux ou plusieurs espèces sociales est fréquente grâce à une stratification de celles-ci dans l'espace (*Circaea-Chrysosplenium*, *Carex acutiformis-Spiraea Ulmaria*, etc.) ou, plus rarement, dans le temps (*Allium ursinum-Athyrium Filix-oemina*).

2. INFLUENCE DE L'HOMME.

Comme les associations silvatiques mésophiles, les aulnaies sont détruites, modifiées et reconstituées par l'homme.

a) La destruction des aulnaies s'opère par coupes totales et provoque une évolution différente de la végétation selon les associations.

1° L'*Alneto-Caricetum* exploité voit sa végétation ombrophile caractéristique peu à peu envahie et éliminée par les plus grandes espèces sociales typiquement héliophiles: arbustes (*Rubus fruticosus*), plantes nitratophiles (*Urtica dioica*) ou héliophiles (grands *Carex*). La végétation de ces clairières est élevée et luxuriante.

2° Dans les coupes de l'*Alneto-Macrophorbietum*, la modification des strates herbacées est moins profonde; les espèces sociales prennent de l'extension et constituent des phragmitaies ou des prairies à *Carex* et à junces parmi lesquelles survivent des caractéristiques de l'association détruite, comme *Cirsium oleraceum*; de telles prairies mouillées, sans valeur agricole, sont abondantes dans les vallées des environs de Longny-au-Perche. Les quelques surfaces déboisées de la sous-association sur tourbe que nous avons observées sont couvertes de peuplements d'hélophytes sans caractéristiques, ne reconstituant pas le *Schaeneto-Juncetum*, association principale de la tourbière alcaline non boisée. La succession progressive *Schaeneto-Juncetum* → *Alnetum* est irréversible, par suite des modifications que l'état boisé a apportées dans la composition du substratum.

3° Nous n'avons pas observé dans le Perche d'exploitation de l'aulnaie à Sphaignes.

b) Des modifications dans la végétation des aulnaies sont provoquées par le drainage, qui les conduit par assèchement vers des associations mésophiles. Ainsi nous avons observé dans le Perche plusieurs cas de transformation par l'homme d'aulnaies à Sphaignes en chênaies de chêne pédonculé à sous-bois généralement de molinie.

c) La création de groupements affines aux aulnaies est réalisée par le boisement des sols marécageux; on observe dans le Perche quelques plantations de peupliers où apparaissent quelques-unes

des caractéristiques les moins exigeantes des aulnaies, au sein d'une végétation d'hélophytes et d'ubiquistes.

C. ÉVOLUTION DES ASSOCIATIONS SILVATIQUES HYGROPHILES

1. ORIGINE DES AULNAIES.

Les associations découvertes semi-aquatiques et hygrophiles qui ne subissent pas l'assèchement évoluent naturellement vers une aulnaie. Les associations semi-aquatiques des étangs eutrophes et oligotrophes et parfois les tourbières et prairies mouillées à Hypnaceées sont colonisés par l'*Alneto Macrophorbietum*; ce dernier est souvent représenté dans les tourbières alcalines par sa sous-association *Thelypteridosum*. Aux groupements découverts du complexe tourbière à Sphaignes succède l'*Alneto-Sphagnetum*.

La succession commence par l'établissement des phanérophytes; leur présence, modifiant les conditions microclimatiques d'abord, puis plus lentement les conditions édaphiques, élimine dans les strates sous-jacentes la végétation des groupements pré-existants et introduit celle de l'aulnaie: cette succession peut donc être qualifiée de *biotique* quant à son origine.

Une autre origine possible de l'aulnaie à Sphaignes est dans l'augmentation de l'humidité de la surface du sol d'associations silvatiques mésophiles et acides sous l'influence des processus de podzolisation. La formation d'un alios imperméable au voisinage de la surface du sol peut amener en effet une augmentation du contenu en eau de celui-ci suffisante pour permettre l'apparition des Sphaignes. Cette évolution, souvent observée dans les régions septentrionales, est exceptionnelle et très localisée dans le Nord-Ouest de la France, où nous avons seulement observé un stade initial consistant en peuplements peu étendus de Sphaignes (*Sph. cymbifolium*) au sein de futaies du *Quercetum Ilicetosum*.

2. ÉVOLUTION DES AULNAIES.

Comme les associations silvatiques mésophiles, les aulnaies évoluent sous l'influence des variations des facteurs écologiques déterminants, qui sont la réduction de la luminosité, l'assèchement et l'acidification du sol.

a) *La réduction de l'éclairement*, due à une plus grande densité

de la végétation arborescente et au remplacement d'essences à couvert léger par des essences à couvert plus épais, peut se produire dans l'*Alneto-Macrophorbietum*, qui perd ainsi sa strate élevée d'héliophytes héliophiles et passe à un *Alneto-Caricetum remotae*, plus sciophile.

b) L'assèchement progressif de la surface du sol est le facteur principal de l'évolution des aulnaies. Cet assèchement est très lent : sous l'influence de la stabilité de ce facteur déterminant qu'est le contenu élevé en eau du sol, les aulnaies sont elles-mêmes des groupements stables. L'observation de leurs rapports et de leurs passages avec les groupements voisins permet cependant de reconstituer leur évolution dans le temps.

L'*Alneto-Macrophorbietum* passe peu à peu à un *Alneto-Caricetum*, moins hygrophile, qui laisse la place lui-même au *Querceto-Carpinetum* sous un facies humide ; on observe toutes les transitions entre ces deux dernières associations qui ont bon nombre d'espèces en commun. L'*Alneto-Caricetum*, lorsque son sol est déminéralisé et acide, passe par assèchement à une association du *Quercion*, généralement dans les forêts domaniales au *Quercetum Ilicetosum* climatique. Ainsi observe-t-on dans les futaies climatiques des plages plus humides où subsistent quelques *Carex*, *Deschampsia caespitosa*, *Veronica montana*, *Agrostis alba*, que nous considérons comme des survivants d'un *Alneto-Caricetum* asséché ; qu'un sentier ou une ligne forestière traverse ces futaies, la disparition ou le tassement de la strate organique du sol augmente son humidité et l'*Alneto-Caricetum* se rétablit sous une forme plus ou moins fragmentaire.

L'*Alneto-Sphagnetum* se transforme par assèchement en une chênaie acide ; les Sphaignes disparaissent dès que l'humidité à la surface n'est plus constamment suffisante, et avec elles les Muscinées et les Fougères caractéristiques ; ce sont généralement le chêne pédonculé dans la strate arborescente et la molinie dans la strate herbacée qui prennent la dominance. Nulle part dans le Perche nous n'avons observé la destruction actuelle de l'aulnaie à Sphaignes par les Sphaignes qui, détruisant la strate arborescente, établiraient la tourbière déboisée, comme on l'a observé en Europe centrale et septentrionale. Seule l'étude de l'histoire de nos tourbières peut résoudre ce problème.

CONCLUSIONS A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DE LA VÉGÉTATION DU PERCHE.

L'analyse floristique, synécologique et génétique de la végétation du Perche nous permet de dégager l'importance relative des différents facteurs du milieu et de leurs variations dans la localisation des groupements végétaux et dans leur évolution en ce qui concerne un territoire du Domaine atlantique français.

I. FACTEURS MICROCLIMATIQUES

I. Le microclimat, modification du climat régional au voisinage du sol, est déterminé par deux groupes de facteurs : 1^o la topographie et la nature physique de la surface du sol, que nous avons réunis sous le nom de facteurs physiographiques ; 2^o la végétation, qui constitue un facteur phytique. Ces deux groupes de facteurs ayant une influence opposée sur les modifications du climat régional, nous avons distingué des associations à *physioclimat*, où prévalent les conditions physiographiques dans leur microclimat, et des associations à *phytoclimat*, où l'influence de la végétation est prépondérante. Les premières sont les associations à strate de végétation basse et discontinue ; les secondes sont les associations à strates continues, où l'action de la végétation est d'autant plus importante que ces strates sont plus nombreuses et plus denses.

II. De nombreuses mesures nous ont permis de caractériser ainsi le microclimat de ces deux groupes d'associations :

a) *Associations à physioclimat* :

1^o augmentation de la luminosité au voisinage du sol par suite de la réflexion de la lumière ;

2^o écarts thermiques du sol au voisinage de la surface supérieurs

à ceux de l'air et d'autant plus accentués que le sol renferme moins d'eau ; la moyenne thermique s'élève parallèlement à l'amplitude ;

3° augmentation de la moyenne et de l'amplitude thermiques de l'air au voisinage du sol, sous l'influence directe de ce dernier ;

4° élévation diurne du déficit de saturation au voisinage du sol par suite de l'élévation de la température ;

5° évaporation importante sous la double influence du déficit de saturation plus élevé et des libres mouvements de l'atmosphère.

La végétation des associations à phytoclimat trouve dans celui-ci un ensemble de facteurs extrêmes jouant un rôle sélectif important en particulier par le fort pouvoir évaporant de l'air qui augmente la transpiration ; comme tout facteur au voisinage de sa limite de variation, une faible modification de celui-ci suffit à provoquer des changements importants dans la végétation (influence de l'exposition sur les pelouses xérophiles).

b) *Associations à phytoclimat* :

1° diminution de la luminosité de plus en plus marquée jusqu'à la strate inférieure, proportionnelle à la densité de la végétation ;

2° écarts thermiques du sol inférieurs à ceux de l'air sus-jacent ;

3° diminution de la moyenne et de l'amplitude thermiques de l'air au voisinage du sol ;

4° abaissement et uniformisation du déficit de saturation, en particulier au voisinage du sol, surtout marqué sur les sols secs ;

5° évaporation faible par suite du déficit de saturation peu accentué et du moindre mouvement de l'atmosphère.

La végétation des associations à phytoclimat est soumise à des conditions très différentes selon les strates : tandis que la strate supérieure subit le climat régional peu modifié, les strates qu'elle couvre vivent sous un climat dont les caractères énumérés ci-dessus sont de plus en plus accentués vers le sol. Le facteur le plus proche de son minimum est la luminosité, qui exerce une sélection de plus en plus sévère des strates supérieures aux inférieures ; une faible variation de ce facteur suffit à apporter des différences notables dans la végétation : ainsi le *Querceto-Holcetum*, le *Quercetum occidentale* et sa sous-association *Ilicetosum*, qui peuvent être identiques par tous leurs autres caractères, sont limités les uns des autres par une luminosité décroissante au niveau de la strate inférieure.

Subissant des variations stationnelles, le phytoclimat subit aussi

des variations saisonnières dans les associations silvatiques à feuilles caduques, où son caractère est accentué en « phase d'ombre » et intermédiaire avec le physioclimat en « phase de lumière ».

III. L'évolution naturelle des groupements amenant une densité et un nombre croissants des strates de végétation, conduit leurs caractères microclimatiques d'un physioclimat vers un phytoclimat ; les divers facteurs évoluent de la façon suivante :

1° La luminosité diminue régulièrement ; exemple : lande à *Calluna* (luminosité = 54-58%) → plantation de pins (66-30%) → *Quercetum occidentale* (28-10%) → *Quercetum Ilicetosum* (6,6-3%). Un tel parallélisme entre la réduction de l'éclairement et l'évolution de la végétation a été souligné par l'Américain COWLES (1911) et étudié par BROWN dans les Philippines (1919) et LEE dans le Minnesota (1924).

2° La température moyenne du sol et l'amplitude thermique s'abaissent dans les séries d'origine xérophile (séries xérarches) avec leur évolution progressive, par suite de la diminution de la radiation solaire directe et de l'augmentation du contenu en eau du sol, ces conclusions concordant avec celles des écologistes américains WEAVER (1917) et LEE (1924) ; dans les séries d'origine hygrophile (séries hydrarches), ces variations sont beaucoup moins accentuées.

3° La température moyenne de l'air et ses variations changent parallèlement à celles du sol ; ainsi la moyenne de température diurne à 150 cm. dans une plantation de pins est de 1° inférieure à celle de l'air libre ; dans le *Quercetum occidentale* qui lui succède elle est inférieure de 1°,4 (en phase d'ombre). Les différences au niveau du sol sont plus accentuées.

4° Le déficit de saturation voit sa moyenne s'abaisser à partir des associations xérophiles ; exemple : plantations de pins (85,5% par rapport à l'air libre, à 150 cm.) → *Quercetum occidentale* (81%) → *Quercetum Ilicetosum* (77%). Sa moyenne s'élève à partir des associations hygrophiles. Dans les deux cas, l'amplitude de ses variations va en diminuant.

5° L'évaporation évolue dans le même sens que le déficit de saturation, mais dans de plus fortes proportions ; dans les associations silvatiques mésophiles, elle est de 41% (en phase d'ombre) de celle de l'air libre. Les recherches effectuées en Amérique par TRAN-

SEAU (1908), FULLER (1911-1914), GLEASON et GATES (1912) montrent une évolution identique de l'évaporation avec la végétation.

En résumé, les facteurs microclimatiques évoluent tous vers une diminution de leur amplitude de variation ; quant à leur moyenne, tandis que le facteur de luminosité s'achemine vers sa limite minimum, les facteurs thermique et hygroskopique, partant de leur limite minimum ou maximum, se stabilisent dans une région moyenne, mésophile ; le facteur de lumière devient donc de plus en plus sélectif alors que l'inverse se produit pour les autres facteurs. L'association climatique finale, représentant le terme ultime de cette évolution, possède un microclimat stabilisé en équilibre avec le climat régional.

Le rôle de la végétation dans cette évolution du climat est variable : les strates supérieures le provoquent tandis que les strates inférieures le subissent. L'apparition dans un groupement d'une strate plus élevée rompt son équilibre et édifie un autre groupement en modifiant la composition floristique des strates sous-jacentes.

II. FACTEURS ÉDAPHIQUES

L'étude des caractères édaphiques ne doit pas se localiser aux premiers centimètres de la surface du sol, par suite de la profondeur atteinte par les racines, en particulier dans les associations silvatiques ; en outre, l'observation des horizons inférieurs des sols donne des indications essentielles sur leur état d'évolution ; aussi avons-nous effectué, chaque fois qu'il a été possible, l'étude du sol (au sens pédologique) dans toute son épaisseur.

Texture du sol.

La texture agit sur la végétation non par elle-même, mais par les propriétés physiques qu'elle confère au sol. Le profil de texture montre dans les sols podzolisés une accumulation d'argile dans les horizons inférieurs B provenant des horizons supérieurs A par éluviation mécanique et chimique ; l'évolution des sols se fait dans le sens d'un appauvrissement en argile de la surface.

Les associations sont d'autant moins localisées à un type de texture qu'elles sont à un stade d'évolution plus avancé ; le groupement le moins spécialisé est l'association climatique.

Constitution chimique du sol.

Les cations qui constituent les « bases échangeables » des sols ont, outre leur rôle d'aliments, la plus grande importance en saturant le complexe colloïdal et en le maintenant à l'état de floculation. Le calcium prend une importance particulière par suite de son mode d'action multiple.

I. La proportion de calcaire fin du sol est sans importance sur la localisation des associations lorsque celui-ci est en quantité suffisante pour saturer les colloïdes ; ainsi les pelouses xérophiles calcaires renferment de 69,5 à 9% de carbonates en fines particules sans que ce facteur modifie leur végétation ; mais lorsque celui-ci approche de son minimum, il exerce une influence majeure sur la localisation des associations ; ainsi la pelouse sableuse de l'*Artemisietum campensis* se distingue de celle du *Corynephorietum* par la présence de 0,6 à 5,4% de calcaire.

II. Le profil de teneur en calcaire montre, sur roche-mère calcaire, une augmentation de cette teneur avec la profondeur.

III. L'évolution des sols calcaires se poursuit dans le sens d'une décalcification croissante et rapide, l'éluviation des carbonates étant un des premiers stades de la podzolisation ; exemple : pelouse à *Festuca duriuscula* et *Brachypodium* (68,2-20,3% de CO^2Ca à 1-10 cm.) $\rightarrow$ bois du *Querceto-Carpinetum calcarosum* (24-2,6% à 1-15 cm.) $\rightarrow$ *Querceto-Carpinetum* typique (traces à 0, à 1-15 cm.).

IV. Les remarques auto-écologiques que nous avons faites relativement à l'influence du calcaire sur la localisation des espèces nous ont permis d'apporter des faits nouveaux dans un sujet controversé.

1^o Il existe des espèces véritablement calciphobes, pour lesquelles les ions Ca semblent toxiques ; ainsi certaines Sphaignes (*Sph. cymbifolium* en particulier) peuvent s'établir sur une tourbe neutre lorsque celle-ci est imbibée d'une eau faiblement minéralisée, et font défaut dans des milieux de réaction identique ou même plus acide, mais fortement minéralisés ; ces observations vérifient les recherches expérimentales de PAUL (1906) et de SKENE (1915), mais sont en désaccord avec celles de MEVIUS (1921).

2^o Certaines espèces réputées calcifuges se voient sur sol calcaire où leur rareté est due à une autre cause que la présence du cal-

caire, mais ayant des rapports avec elle ; ainsi le châtaignier peut prospérer sur sol marneux, les *Pteridium aquilinum*, *Sarothamnus scoparius*, *Corynephorus canescens*, etc., sur sol à éléments calcaires.

3° Certaines espèces, qui sont indifférentes sous le climat médio-européen, comme *Genista pilosa* et *Quercus sessiliflora*, se montrent acidiphiles sous le climat atlantique du Nord-Ouest de la France ; nous émettons l'hypothèse que cette acidiphilie est due à la plus forte pluviosité de notre climat qui met à la disposition des plantes une plus grande quantité de calcaire dissout.

4° Le calcaire joue souvent un rôle par la seule saturation des ions H, les calcicoles étant seulement des neutro-basiphiles ; telles sont des espèces de pelouses calcaires que l'on retrouve sur tourbe subneutre (*Brachypodium pinnatum*, *Linum catharticum*, etc.) ; il existe cependant de vraies calcicoles localisées sur sols calcaires.

Réaction du sol.

Les mesures du pH sont un bon indicateur de la teneur en bases du sol. On doit considérer la réaction du sol comme l'indice de conditions chimiques importantes dans la localisation de la végétation plutôt que comme une cause directe et essentielle de cette localisation. Nos recherches sur la réaction du sol nous ont conduit aux principaux résultats suivants :

I. Les milieux végétaux du Perche ont une réaction variant de 7,9 (pelouses xérophiles calcaires) à 2,8 (couche organique d'une pineraie sur sol siliceux). Les groupements sont localisés dans des limites de pH précises présentant un optimum plus ou moins accentué ; certaines de ces limites particulièrement fréquentes nous permettent de distinguer des groupements alcalins (7,1-7,9), subneutres (7,0-6,5), acides (6,4-5,1) et très acides (5,0-2,8).

II. L'amplitude ionique des groupements liés par une succession progressive diminue généralement avec l'acidification croissante ; exemples : *Schaeneto-Juncetum* (amplitude de pH=1,2) → *Juncetum silvatici* (0,6) ; *Querceto-Carpinetum typique* (1,6) → *Querceto-Fagetum* (0,6).

Le facteur d'acidité jouant un rôle sélectif de plus en plus accentué avec l'augmentation de celle-ci, il modifie plus rapidement la végétation au voisinage de sa limite qu'à celui de sa neutralité.

III. Le profil d'acidité est soumis à deux influences : 1^o influence de la végétation dans les horizons supérieurs, biogéniques, due à la réaction propre de la litière ; 2^o influence prépondérante du climat qui, par lessivage des bases vers la profondeur provoque une augmentation de l'acidité à la surface des horizons géogéniques, comme nous l'ont montré tous les profils que nous avons étudiés.

IV. Sous notre climat atlantique, l'évolution des sols est dans le sens d'une acidité croissante ; si le sol est originellement déficient en bases, l'acidification est peu sensible ; s'il est originellement riche, elle est prononcée ; exemple : *Festucetum duriusculae* (7,9-7,6) → facies à *Brachypodium* (7,8-7,5) → *Querceto-Carpinetum calcarosum* (7,5-6,4) → *Querceto-Carpinetum* typique (6,6-5,0) → *Querceto-Fagetum* (5,5-5,0) → *Quercetum Ilicetosum* (4,4-3,3).

L'augmentation de l'acidité joue un rôle sélectif de plus en plus grand sur la végétation, toutes autres conditions demeurant égales dans les exemples suivants : *Schaeneto-Juncetum* (78 espèces) → *Juncetum silvatici* (53) ; *Querceto-Carpinetum* (109 espèces) → *Querceto-Fagetum* (59) → *Quercetum Ilicetosum* (37) ; ce dernier groupement est l'association climatique, où le lessivage est maximum et l'acidité stabilisée.

V. Le passage d'une association à l'autre peut se produire avec une augmentation brusque de l'acidité due à des facteurs différents :

1^o apparition d'espèces de rôle écologique important, pouvant introduire dans la série progressive un épisode plus acide ; ainsi, entre le *Juncetum silvatici* ou l'*Helodeto-Sphagnetum* d'une part, d'acidité minimum de 4,4 et le *Molinietum* d'acidité minimum de 4,2, peut s'intercaler un *Tetraliceto-Sphagnetum* abaissant l'acidité jusqu'à 3,5 ;

2^o modification d'ordre purement édaphique, diminution du contenu en bases du sol amenant brusquement la formation d'humus brut et d'acides humiques non saturés qui jouant le rôle de « colloïdes protecteurs » vis-à-vis des électrolytes du sol, accentuent l'entraînement de ceux-ci en profondeur ; ainsi la futaie du *Querceto-Fagetum* passe à celle du *Querceto-Ilicetum* avec un pH passant d'un minimum de 5,0 à un maximum de 4,4 en surface ;

3^o modification microclimatique amenant une transformation dans la nature de la strate organique ; le *Quercetum occidentale*, dont

l'acidité de la strate organique est de 3,6 à 4,5, est remplacé après les coupes par une lande à *Calluna* de pH=3,4-4,2.

VI. Nous avons fait de nombreuses remarques auto-écologiques relatives à l'influence de l'acidité sur la localisation des espèces :

1° l'association se montre un indicateur plus précis de la réaction du sol que la plupart des espèces qu'elle comprend (caractéristiques exclusives mises à part) ;

2° les espèces neutro-basiphiles doivent ce caractère à des causes différentes : certaines sont vraiment sensibles à la présence d'ions H non saturés, comme les caractéristiques du *Schaeneto-Juncetum* ; d'autres sont sensibles à des facteurs variant plus ou moins parallèlement avec l'acidification, comme la teneur en calcaire ou la nitrification ; ce sont alors des eutrophytes plutôt que de véritables basiphiles ;

3° les espèces acidiphiles semblent la plupart localisées sur des sols acides pour d'autres causes que la réaction elle-même : a) certaines recherchent les sols d'humus brut non nitrifiés permettant le développement des mycorhizes (*Calluna*, *Pinus*, *Convallaria maialis*, etc.) ; b) d'autres sont éliminées par la compétition des espèces eutrophes basiphiles, à développement plus rapide et plus exubérant (espèces herbacées sociales du *Querceto-Fagetum*, *Drosera rotundifolia*, *Erica tetralix*, etc.) ; c) d'autres semblent devoir leur localisation dans les sols acides à l'absence du calcaire, comme nous l'avons vu plus haut.

4° Lorsque nous avons observé des espèces dont la courbe de fréquence selon la réaction présente deux optima, ceux-ci étaient dus seulement à la localisation de ces espèces dans des associations de pH sensiblement différent, comme *Drosera rotundifolia*, *Juncus silvaticus* ; nous nous rangeons ainsi à la manière de voir de BRAUN-BLANQUET(1932) concernant les courbes « bimodales » d'OLSEN, SALISBURY, etc.

Teneur en humus.

I. La nature et la quantité de matière organique accumulée est en rapport avec la nature de la végétation et de la population microorganique qui préside à son oxydation et à son humification, elles-mêmes sous la dépendance des conditions écologiques ambiantes ; nous avons distingué :

1° des associations dont l'humus est peu abondant par suite de son oxydation, saturé par les bases du sol et mélangé au sol minéral par la faune qui l'habite, tel est le cas des associations à sol riche en bases et bien aéré, pelouses calcaires, associations silvatiques du *Querceto-Carpinetum* et du *Querceto-Fagetum* ;

2° des associations où la litière et l'accumulation de matière organique sont abondantes par suite d'une destruction très faible, acides et nettement limitées du sol minéral en une strate d'humus brut ; ce sont les associations sur sols acides, landes et chênaies ;

3° des associations où l'accumulation de matière organique est très rapide et se produit sur une grande épaisseur ; ce sont les groupements de tourbières.

II. Le profil organique du sol subit l'évolution suivante, parallèlement à la végétation : 1° accumulation de plus en plus grande de matière organique ; 2° dans les séries originellement riches en sels minéraux, passage de l'état d'humus neutre mélangé au sol à celui d'humus acide pur ou « d'humus brut ».

Nitrification.

Nous n'avons pas fait de dosages des nitrates du sol, mais l'observation de la végétation nitratophile nous a permis de faire ressortir : 1° l'absence de nitrification dans les associations très acides, bien qu'elle puisse se produire dans les associations silvatiques mésophiles à la faveur d'éclaircies ; 2° le rôle sélectif qu'elle joue en éliminant, par son absence dans des associations silvatiques, de nombreuses espèces.

Capacité et contenu en eau du sol.

I. La capacité du sol en eau est fonction de la proportion du « complexe colloïdal », en particulier de l'humus ; elle atteint 91 % dans les sols tourbeux. Son profil montre un maximum dans les horizons superficiels riches en humus et un minimum dans les horizons illuviaux enrichis en argile. L'évolution des sols conduit à une augmentation de la capacité en eau des horizons humiques par suite de l'accumulation d'humus.

II. Le contenu en eau est un facteur d'importance capitale dans la localisation des grands groupes d'associations. La limite maximum de ce facteur est le milieu constamment aqueux tandis

que sa limite minimum est atteinte dans le milieu saxicole ; entre ces deux extrêmes nous comprenons les groupes d'associations aquatiques, semi-aquatiques, hygrophiles, mésophiles et xérophiles. Le milieu mésophile offre à la végétation les conditions optimales, tandis que les conditions extrêmes amènent une sélection plus grande.

III. L'évolution de la teneur en eau des sols les fait converger vers la mésophilie à partir des conditions extrêmes : 1^o par assèchement à partir des associations aquatiques (séries hydrarches) par colmatage et exhaussement du sol sous l'accumulation de matières organiques, particulièrement rapide dans les associations turfcôles ; 2^o par l'accroissement de l'humidité à partir des associations xérophiles (séries xérarches) sous l'influence de l'accumulation de matières organiques et protection de plus en plus efficace de la végétation vivante. Cette évolution progressive est provoquée par la végétation elle-même.

IV. L'amplitude des variations du contenu en eau dans une association est d'autant plus grande que l'association est plus hygrophile.

V. Le profil de teneur en eau montre une diminution avec la profondeur sensiblement proportionnelle en un moment donné à la teneur en humus (coefficient d'humidité de CRUMP), mais peut augmenter au niveau des horizons illuviaux plus riches en argile, surtout en présence d'une nappe où ces horizons constituent un *glei*.

Capacité et contenu en air.

I. La capacité en air est élevée dans les sols où la teneur en bases est suffisante pour maintenir une structure granuleuse ; par mi les associations que nous avons étudiées, elle est maximum dans le *Mesobrometum* et dans les associations silvatiques.

II. Le contenu en air varie en raison inverse de celui en eau : il évolue dans le sens d'une augmentation à partir des associations hygrophiles et d'une diminution à partir des associations xérophiles. La mauvaise aération des milieux hygrophiles constitue pour la végétation un facteur sélectif très important ; malgré un ensemble de conditions identiques, le *Querceto-Carpinetum* mésophile comporte

102 Phanérogames, l'*Alneto-Caricetum* hygrophile; 79, l'*Alneto-Macrophorbietum* plus hygrophile, 66.

Evolution des types de sols.

I. L'évolution des sols porte sur une augmentation de leur épaisseur, une éluviation des bases et des silicates décomposés par hydrolyse amenant une zonation en horizons éluviaux et illuviaux de plus en plus accentuée, une accumulation d'humus d'abord mélangé au sol et saturé (mull neutre des sols bruns), puis pur et très dispersé (humus brut acide des podzols). Cette évolution est d'autant plus lente que le sol est moins facilement décomposable et plus riche en bases. L'influence de la roche-mère est d'abord prépondérante (sol endodynamomorphe), puis celle du climat (sol ectodynamomorphe); ainsi on observe la série suivante sur le calcaire et la craie du Perche : sol embryonnaire—→rendzina (sol endodynamomorphe)—→« sol brun » (ectodynamomorphe)—→podzol. Le terme final de l'évolution, ou *pédoclimax*, en équilibre avec le climat actuel, est sous le climat atlantique du Perche un podzol; mais son origine demeure marquée dans ses horizons géogéniques, en particulier dans les horizons inférieurs.

II. Les associations qui ne sont pas d'origine régressive sont localisées à des types de sol déterminés, les pelouses xérophiles calcaires sur rendzina, le *Querceto-Carpinetum* typique et le *Querceto-Fagetum* sur sol brun, le *Quercetum occidentale* sur podzol, le *Quercetum roboris* sur podzol à niveau de glei (Wiesenboden), etc. Les horizons biogéniques sont caractéristiques de l'association; il en est de même des horizons géogéniques pour les sols de même constitution physique.

Sous l'influence d'une végétation régressive, le profil caractéristique de l'association préexistante s'altère plus ou moins dans ses horizons supérieurs; ainsi la lande accentue le lessivage des podzols en provoquant le blanchiment des horizons éluviaux et le dépôt d'un alios humique à la surface de l'alios ferrugineux.

III. FACTEURS BIOTIQUES

Influences anthropozoiques.

1. Nous avons montré l'influence régressive des animaux dans beaucoup de groupements sous l'influence du broutement, du pié-

tinement, de l'augmentation de l'eutrophie par apport de substances azotées.

II. L'influence de l'homme est prépondérante dans l'évolution des groupements, à commencer par ceux qu'il crée et qui ne se maintiennent que par son intervention assidue, que nous n'avons pas étudiés dans ce travail. Nous avons analysé son influence régressive par l'incendie, les coupes, la fauche, l'amendement des étangs, et son influence progressive par le drainage et les plantations de pins.

Influence de la compétition entre végétaux.

I. La compétition s'intensifie avec l'évolution progressive de la végétation par suite de la densité et du nombre croissant de strates. Nous y distinguons trois stades successifs ; absence de compétition (associations ouvertes)—>compétition en surface (associations fermées unistrates)—>compétition en surface et en hauteur (associations fermées bi-et pluristrates) ; dans ce dernier cas, la compétition s'exerce surtout soit dans la strate muscinale (*Tetraliceto-Sphagnetum*), soit dans la strate herbacée (ex. : *Mesobrometum*), soit dans la strate suffrutescente (*Ericetum cinereae*), soit dans la strate arborescente ; c'est dans cet ordre qu'elle s'exerce successivement dans les séries progressives.

La compétition interspécifique s'intensifie aussi, dans les associations fermées, avec le nombre croissant d'espèces. Ce nombre est maximum dans les associations où les facteurs sont en plus grand nombre au voisinage de leur optimum ; ce sont, dans le Perche, les prairies mésophiles et les associations silvatiques mésophiles à sol riche (*Querceto-Carpinetum*). Avec l'évolution des associations, la compétition augmente pour passer par un maximum, puis diminue jusqu'à l'association climatique, réduite à 37 espèces.

II. Nous avons mis en relief le rôle joué par les espèces de forte sociabilité dans la compétition ; leur envahissement est souvent provoqué par des modifications édaphiques amenant le milieu à l'intérieur de la limite d'amplitude écologique de ces espèces ; par exemple, la déminéralisation des eaux de tourbière permet l'établissement des Sphaignes, l'assèchement de la tourbe celui de la molinie. Celles-ci modifient à leur tour le milieu : 1^o par leur rôle destructeur dû à leur colonisation dense du sol et de l'atmosphère qui chasse les espèces de faible sociabilité ; 2^o par leur rôle édifica-

teur d'associations nouvelles provoqué par des modifications micro-climatiques (végétation arborescente) ou édaphiques (litière, humus ; acidité et toxicité des Sphaignes, etc.).

Les espèces sociales se localisent surtout dans les milieux présentant des caractères écologiques extrêmes, le petit nombre d'espèces en présence facilitant leur extension : la compétition entre individus d'une même espèce, ou compétition intraspécifique, prend le pas sur la compétition interspécifique.

III. Deux espèces sociales voisines, avec des moyens de colonisation identiques, ne peuvent cohabiter, la place restant au premier occupant ou à l'espèce à laquelle les conditions de milieu assurent une plus grande vitalité (*Typha latifolia* et *angustifolia*, *Juncus silvaticus* et *obtusiflorus*).

IV. FORMES BIOLOGIQUES

Les formes biologiques selon le système de RAUNKIAER, plus ou moins spécialisées dans la lutte contre le milieu et entre espèces, sont des indices de l'état synécologique des associations.

1° Les *thérophytes* apparaissent les premières (après les Cryptogames) ; leur nécessité de fructifier et de germer tous les ans les localisent dans les stations à végétation discontinue et microclimat excessif ; dans les associations silvatiques, elles ne se voient que sur les sols riches et nitrifiés.

2° Les *géophytes*, ayant la plupart un cycle végétatif court et devant accumuler leurs matières de réserves pendant celui-ci, sont surtout localisées sur les sols riches en matières nutritives.

3° Les *hémicryptophytes* sont les moins adaptées des formes biologiques ; aussi sont-elles particulièrement dominantes dans les habitats les plus mésophiles.

4° Les *chamaephytes* sont sous notre climat thermophiles et neutro-basiphiles ; en outre leur végétation basse les élimine de la compétition avec les espèces plus élevées ; aussi se localisent-elles dans les pelouses xérophiles calcaires.

5° Les *phanérophytes*, les plus élevées, apparaissent les dernières dans les séries progressives ; leur rôle physionomique et écologique est le plus important.

6° Les *nanophanéophytes* sont des oligotrophes à assim-

lation continue et croissance lente, ce qui leur permet de peupler les sols les plus pauvres et les plus acides ; elles forment la végétation dominante des landes, où elles vivent en symbiose avec des bactéries (*Ulex*) et des mycorhizes (*Ericacées*).

L'évolution de la végétation, au point de vue des formes biologiques, se fait sous notre climat de la façon suivante, pour les séries non aquatiques ni tourbeuses :

1° sur les sols alcalins eutrophes : associations à thérophytes et chamaephytes—>assoc. à hémicryptophytes—>associations à phanérophytes ;

2° sur les sols acides oligotrophes : associations à thérophytes—>(stade à hémicryptophytes)—>assoc. à nanophanérophytes—>assoc. à phanérophytes.

V. CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DES ASSOCIATIONS.

La reconnaissance de la « synusie » comme unité synécologique fondamentale appartient au domaine de la synécologie éthologique. L'association, unité floristique fondamentale presque universellement admise, doit aussi être l'unité dans une classification mésologique.

L'association, définie par ses caractéristiques, est le réactif spécifique d'un certain état du milieu ; ces caractéristiques sont les espèces dont l'amplitude écologique (exclusives) ou la partie optimale de cette amplitude (électives et préférantes) coïncide avec l'amplitude écologique de l'association. Parmi la mosaïque de nombreux facteurs dont l'action relative sur la végétation est d'une hiérarchisation délicate à établir, la « loi des effets relatifs », énoncée par LUNDEGARDH au sujet de recherches auto-écologiques, peut être appliquée en synécologie à la détermination du facteur essentiel, comme cet auteur l'a lui-même suggéré (1931) : comme nous l'avons maintes fois montré au cours de cette étude, *les facteurs décisifs dans l'établissement d'un groupement sont les plus proches de leur limite de variation, minimum ou maximum.*

D'autre part, deux milieux différents seront d'autant plus voisins synécologiquement que le coefficient de communauté floristique (JACCARD, 1912) et le nombre de caractéristiques communes (caractéristiques d'alliance, etc.) sera plus élevé. Les fac-

teurs décisifs à la fois communs et spéciaux à ce groupe d'associations liées floristiquement caractérisent une unité supérieure. Il est ainsi possible d'établir une classification écologique parallèle à la classification floristique.

Ces facteurs déterminants, spécifiques, sont d'ordre climatique, édaphique ou biotique. Ainsi nous ne nous adressons pas à un seul facteur ou à un groupe restreint de facteurs considérés *a priori* comme les facteurs essentiels de la localisation des groupements, tels que la teneur en eau du sol (WARMING, 1909), en substances nutritives du sol (GRAEBNER, 1909), etc. ; ces auteurs rapprochent ainsi des groupements très éloignés et ne peuvent distinguer que les grandes unités végétales. La classification que nous proposons, basée sur le facteur écologique critique, nous semble la classification écologique la plus naturelle.

VI. ÉVOLUTION DE LA VÉGÉTATION

I. Nos conclusions précédentes montrent une évolution parallèle des groupements, de leur organisation sociologique et des facteurs écologiques. Ces modifications des groupements sont la conséquence de celles des facteurs écologiques déterminants, qu'ils soient climatiques, édaphiques ou biotiques ; ainsi la succession *Quercetum occidentale* → *Quercetum Ilicetosum* est climatique, la succession *Querceto-Fagetum* → *Quercetum Ilicetosum* est édaphique, la succession *Myriophylletum* → *Scirpeto-Phragmitetum* est biotique. Mais le plus souvent, la succession est provoquée par des variations dans deux ou même trois groupes de facteurs, ces derniers étant étroitement liés entre eux selon des relations de cause à effet.

II. La transformation de la végétation se fait par paliers successifs, chaque palier ou période de stabilité correspondant à une association ; le passage d'une association à une autre peut être plus ou moins rapide : il est brusque lorsqu'il y a envahissement d'une espèce sociale (ex. : *Rhynchosporium* → *Tetraliceto-Sphagnetum*) ou modification brusque d'un facteur édaphique (*Schaeneto-Jun-cetum* → *Juncetum silvatici*) ; il est progressif et ménagé par des transitions insensibles lorsque le groupement nouveau ne présente pas d'espèces de forte valeur dynamique et que les modifications du

milieu sont lentes (ex. : *Molinietum* acide—→*Ulicetum nani*). Dans le premier cas, l'association se présente avec les apparences d'un « quasi-organisme » selon la conception développée par CLEMENTS et par TANSLEY (1920) ; dans le second cas, elle est moins nettement définie génétiquement, mais n'en présente pas moins, dans son stade de maturité, une stabilité certaine, indice d'un équilibre entre la végétation et le milieu (voir à ce sujet : PAVILLARD, 1935).

III. Les séries partielles, ayant leur origine dans une régression provoquée par l'homme, présentent une succession raccourcie dont les premiers stades sont instables et de peu de durée, comme nous en avons donné des exemples dans l'étude des coupes et des incendies.

IV. L'évolution du sol et du microclimat amenant ceux-ci à une uniformisation de plus en plus grande, les groupements des diverses séries deviennent de plus en plus proches au fur et à mesure qu'avance leur évolution ; ces séries finissent par fusionner en un seul groupement, l'association climatique finale, ou climax climatique, qui est dans le Perche le *Quercetum occidentale Ilicetosum* ; selon la formule de COWLES (1911), « the general trend of vegetation is from diversity toward uniformity ».

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1934. — ABBAYES (H. des). — La végétation lichénique du Massif Armoricain. Etude chorologique et écologique (*Th. Univ. Paris*).
1935. — ABBAYES (H. des). — Etude sur les Lichens des tourbières de la région sud des Monts-Dore (Puy-de-Dôme) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **82**, pp. 468-474).
1912. — ADAMSON (R.S.). — An Ecological study of a Cambridgeshire Woodland (*Linn. Soc. Journ. Bot.*, **40**, pp. 339-384).
1926. — AGAFONOFF (V.). — Processus podzolique dans les sols sableux des Landes (*C. R. Ac. Sc.*, **183**, pp. 425-427).
1927. — AGAFONOFF (V.). — Les zones des sols de France (*Rev. Bot. appl. Agr. colon.*, **7**, pp. 513-517).
- 1933-35. — AGAFONOFF (V.). — Les sols de France au point de vue pédologique (*Ann. Agron.*, **3**, **5**).
1922. — ALLORGE (P.). — Les associations végétales du Vexin français (*Th. Univ. Paris*).
- 1924-25. — ALLORGE (P.). — Remarques sur quelques associations végétales du massif de Multonne (*Bull. Mayenne-Sciences*, 1924, pp. 77-88 ; 1925, pp. 27-51).
1925. — ALLORGE (P.). — Variations du pH dans quelques tourbières à Sphaignes du centre et de l'ouest de la France (*C. R. Acad. Sc.*, **181**, pp. 1154-56).
1927. — ALLORGE (P.). — Sur l'amplitude éco-sociologique de quelques espèces atlantiques de Norvège (*Veröff. Inst. bot. Rübel, Zurich*, **4**, pp. 197-209).
1927. — ALLORGE (P.) et DENIS (M.). — Note sur les complexes végétaux des lacs-tourbières de l'Aubrac (*Arch. Bot.*, **1**, pp. 17-36).
1931. — ALLORGE (P.) et GAUME (R.). — Esquisse phytogéographique de la Sologne (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **72**, sess. extr. 1925).
1904. — ANGOT (A.). — Etudes sur le climat de la France. Température moyenne (*Ann. Bureau central météorol. Fr.*, Mém. paru en 1907).
1904. — ANGOT (A.). — *Idem*. Températures extrêmes, jours de gelée (*Idem*, Mém. paru en 1908).

1911. — *Idem*. Régime des pluies ; région du Nord-Ouest (*Idem*, Mém. paru en 1916).
1932. — ATKINS (W.R.G.) and FENTON (E.W.). — The distribution of pasture plants in relation to soil acidity and others factors (*Bot. School. Trin. Coll. Dublin*, **4** (4), pp. 161-176).
1920. — BACKMAN. — Morundersuchungen im Mittleren Oster-Botten (*Acta Forest Fenn.*, **12**).
1934. — BECKING (B.) and NICOLAI (E.). — On the ecology of a Sphagnum bog (*Blumea, Leyden*, **1**, pp. 10-45).
1912. — BERSCH (W.). — Handbuch der Moorkultur (W. Frick, Vienne et Leipzig).
1926. — BIGOT (A.). — Notice sur la géologie et les régions naturelles de l'Orne (*Libr. acad. d'Agricult.*, Paris).
1885. — BIZET (M.). — Aperçu général sur les terrains sédimentaires représentés dans l'Est du département de l'Orne (*Bull. Soc. Linn. Norm.*, 3^e s., **9**, pp. 210-241).
1888. — BIZET (M.). — Considérations géologiques et paléontologiques sur les terrains des environs de Bellême et de Mamers (*Idem*, 4^e s., **2**, pp. 179-217).
1926. — BOLAS (B.D.). — The control of atmospheric humidity in a closed system (*New Phytol.*, **25**, pp. 119-126).
1925. — BORNEBUSCH (C.H.). — Skovbundsstudier. IV-IX (*Forstl. Forsogsvaesen i Danmark*, **8**).
1933. — BORNEBUSCH (C.H.). — Skovbundsfloraen i Molleskoven (*Idem*, **13**, pp. 57-63).
1932. — BOROVICKI (St.). — Zespól florystyczne lasu bukowego w Katach (Wielkopolska) (résumé en allemand) (*Acta Soc. Bot. Poloniae*, **9**, pp. 57-94).
1935. — BOUILLENNE (R. et M.). — Contribution à la phytogéographie des Hautes-Fagnes en Belgique (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **68** (1), pp. 41-58).
1923. — BRAID (K.W.). — The measurement of light for ecological purposes (*Journ. Ecol.*, **11**, pp. 49-63).
1915. — BRAUN (J.). — Les Cévennes méridionales. Etude phytogéographique (*Th. Univ. Montpellier*).
1923. — BRAUN-BLANQUET (J.). — L'origine et le développement des flores dans le Massif central de la France (Zurich et Paris).
1932. — BRAUN-BLANQUET (J.). — Plant sociology. The study of plant communities (New-York and London).
1932. — BRAUN-BLANQUET (J.). — Zur Kenntnis nordschweizerischer Waldgesellschaften (*S.I.G. M.A.*, comm. n° 17).
1934. — BRAZIER (C.E.) et EBLÉ (L.). — Introduction à l'étude des températures de l'air et du sol au voisinage de la surface terrestre (*la Météorologie*, n° 107).
1917. — BUGNON (P.). — Contributions à la connaissance de la flore de Normandie. Observations faites en 1916 (*Bull. Soc. Linn. Norm.*, 6^e s., **20**, pp. 54-70).

1919. — BROWN (W.H.). — Vegetation of Philippine mountains (*Dept. Agric. Nat. Res. Bur. Sc. Bull.*, **13**, Manila).
1935. — CARTON (P.). — Expériences sur les méthodes d'observation de la température de l'air près de la surface du sol (*la Météorologie*, n° 118, pp. 27-31).
1936. — CHEVALIER (Aug.). — Climax forestiers anciens et actuels du district armorico-ligérien (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **83**, pp. 394-404).
1936. — CHEVALIER (Aug.). — Notes historiques et biologiques sur quelques arbres et arbustes du district armorico-ligérien (*Libre Jubil. prof. Daniel*, Rennes, pp. 1-17).
1924. — CHODAT (F.). — La concentration en ions hydrogène du sol et son importance pour la constitution des formations végétales (*Th. univ. Genève*).
- 1924-25. — CHOUARD (P.). — Monographies phytosociologiques. La région de Brigueil-l'Ainé (Confolentais) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **71-72**).
1931. — CHOUARD (P.). — Documents cartographiques sur les tourbières actuelles et préhistoriques de la France (*C.R. Congr. intern. Géogr. Paris*, t. II, 27 p.).
1935. — COUTAGNE (A.). — Des régimes pluviométriques de la France et de leur classification (*la Météorologie*, n° 129, pp. 542-547).
1911. — COWLES (H.C.). — The causes of vegetative cycles (*Bot. Gaz.*, **51**, pp. 161-183).
1913. — CRUMP (W.B.). — The coefficient of humidity (*New Phyt.*, **12**, pp. 125-147).
1908. — DACHNOWSKI (A.). — The toxic property of bog water and bog soil (*Bot. Gaz.*, **46**, pp. 130-143).
1911. — DACHNOWSKI (A.). — The vegetation of Cranberry Island (Ohio) and its relations to the substratum, temperature, and evaporation (*Idem*, **52**, pp. 126-149).
1895. — DANGUY et MAGNIN. — A propos d'une nouvelle localité française de *Goodyera repens* R. Br. (*C.R. Ass. fr. av. Sc.*, **24**, p. 285).
1927. — DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — L'action du milieu sur les Mousse (*Rev. gén. Bot.*, **39-40**).
1933. — DELAUNAY (P.). — Les régions naturelles géographiques, géologiques et agricoles de la Sarthe (Le Mans).
- 1927-35. — DELAUNAY (P.). — Le sol sarthois, ses historiens, son origine géologique, sa géographie botanique, économique, historique et politique (Le Mans, 5 fasc.).
1933. — DEMOLON (A.) et LEROUX (D.). — Guide pour l'étude expérimentale du sol (Gauthier-Villars, Paris).
1922. — DENIS (M.). — Esquisse de la végétation du Yeun-Elez (Finistère) (*Bull. Soc. Linn. Norm.*, 7^e s., **5**, pp. 13-36).

1925. — DENIS (M.). — Essai sur la végétation des mares de la forêt de Fontainebleau (*Ann. Sc. nat. Bot.*, **7**, pp. 5-160).
1932. — DODGE (A.F.) and AIKMAN (J.M.). — The effect of plant cover on soil temperature (*Proc. Iowa Acad. Sc.*, **39**, pp. 77-80).
1919. — DZIUBALTOWSKI (S.). — Développement des associations végétales des abatis sur le loess du district de Sandomierz dans la lumière d'analyse floristique et statistique (*C.R. Soc. Sc. Varsovie*, **11**).
1935. — ERHART (H.). — Traité de Pédologie. I. Pédologie générale (Strasbourg).
1909. — FAUPIN (E.). — Essai sur la géologie du Loir-et-Cher, Beauce, Sologne, Perche (Blois).
1907. — FÉLICE (R. de). — La Basse-Normandie. Etude de géographie régionale (*Th. Univ. Paris*).
1927. — FIRBAS (F.). — Über die Bedeutung des thermischen Verhaltens der Laubstreu für die Frühjahrsvegetation des sommergrünen Laubwaldes (*Beih. z. Botan. Centralbl.* **49** (2)).
1931. — FIRBAS (F.). — Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, **74**, pp. 459-696).
1915. — FRITSCH (F.F.) and SALISBURY (E.J.). — Further observations on the heath association on Hindhead Common (*New Phyt.*, **14**, pp. 116-138).
1912. — FULLER (G.D.). — Evaporation and the stratification of vegetation (*Bot. Gaz.*, **54**, pp. 424-426).
1914. — FULLER (G.D.). — Evaporation and soil moisture in relation to the succession of plant associations (*Idem*, **58**, pp. 193-234).
1909. — GADECEAU (E.). — Le lac de Grandlieu. Monographie phytogéographique (Nantes).
1924. — GAUME (R.). — Les associations végétales de la forêt de Preuilly (Indre-et-Loire) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **71**, pp. 58-172).
1924. — GAUME (R.). — Aperçu sur quelques associations végétales de la forêt d'Orléans (*Idem*, pp. 1194-1207).
1925. — GAUME (R.). — Groupements végétaux du plateau de Brie (*Idem*, **72**).
1935. — GAUME (R.). — Les sables calcaires secs à *Silene Otites* L. et *Veronica spicata* L. de la forêt de Fontainebleau (*Bull. Assoc. natur. vallée du Loing*, n° 1-2).
1926. — GLEASON (H.A.). — The individualistic concept of the plant association (*Bull. Torrey Club*, **53**, pp. 1-20).
1912. — GLEASON (H.A.) and GATES (F.C.). — A comparison of rates of evaporation in certain associations in Central Illinois (*Bot. Gaz.*, **53**, p. 478).

1914. — GLINKA (K.D.). — Die typen der Bodenbildung (Berlin).
1936. — GEORGE (P.). — La forêt de Bercé (Sarthe). Etude de géographie physique (*Th. Univ. Paris*).
1931. — HAGÈNE (Ph.). — Recherches écologiques sur quelques groupements végétaux des environs de Dijon (*Rev. gén. Bot.*, **43**).
1913. — HÉDIN (M.). — Les vieilles forges de la Sarthe (*Bull. Soc. Agr. Sc. Arts Sarthe*, **44**).
1926. — HESSELMANN (H.). — Studien über die humusdecke des Nadelwaldes, ihre Eigenschaften und deren Abhängigkeit vom Waldbau (*Medd. Fran Stat. Skogsförsöksanstalt*, **22**).
1910. — HUFFEL. — Economie forestière (2^e éd., T. I, Paris).
1931. — ISSLER (E.). — Les associations silvatiques haut-rhinoises (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **73**, pp. 62-141).
1932. — ISSLER (E.). — Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante. III. Les prairies (*Bull. Soc. Hist. nat. Colmar*, **23**, pp. 433-518).
1934. — ISSLER (E.). — Les bois taillis de chêne du versant oriental des Vosges et des terrasses diluviales de la plaine haut-rhinoise (*Bull. Ass. Philom. Alsace et Lorr.*, **8** (2), pp. 21-34).
1912. — JACCARD (P.). — The distribution of the flora in the alpine zone (*New Phytol.*, **11**, pp. 37-50).
- 1925-29. — JOUANNE (P.). — Essai de géographie botanique sur les forêts de l'Aisne (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **72**, **73**, **74**, **76**).
1934. — JOVET (P.). — Comportement du *Teucrium Scorodonia* en Valois (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **81**, pp. 749-757).
1936. — JOVET (P.). — L'ormaie subrudérale (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **83**, pp. 265-268).
1920. — KERANEN. — Über die Temperatur des Bodens und Schneedecke in Sodankylö (Helsinki).
1934. — KIVINEN (E.). — Composition organique des espèces de tourbe et de quelques-uns de leurs constituants (en finnois avec résumé allemand) (*Suomen Maat. Seuran Jutkaisuja*, **31**, p. 165).
1926. — KOCH (W.). — Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz (*Diss. Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges.*, **61**, p. 11).
1932. — KOPPE (F.). — Eine Moosgesellschaft des feuchten Sandes (*Sonderabdruck a.d. Bericht d. Deutsch. Bot. Gesellschaft.*, **10**).
1927. — KLUGH (A.B.). — A comparison of certain methods of measuring light for ecological purposes (*Ecology*, **8**, pp. 415-427).
1911. — KRAUS (G.). — Boden und Klima auf kleinstem Raum (Iena).

1922. — LARSEN (J.A.). — Effect of removal of the Virgin White Pine Stand upon the physical factors of site (*Ecology*, **3** (4), pp. 302-305).
1921. — LAURENT (J.). — La végétation de la Champagne crayeuse. Etude de géographie botanique (Paris).
1924. — LEE (S.C.). — Factors controlling forest successions at lake Itaska, Minnesota (*Bot. Gaz.*, **78**, pp. 129-174).
1929. — LEMÉE (G.). — Note sur la flore de l'étang des Rablais en 1929. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 8^e s., **2**, pp. 135-140).
1931. — LEMÉE (G.). — Les Bruyères à Sphaignes du massif de Muttonne : étude phytogéographique (*Idem*, 8^e s., **4**, pp. 23-85).
1932. — LEMÉE (G.). — Etudes phytogéographiques sur les plaines jurassiques normandes. I. Les pelouses xérophiles calcaires (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **79**, pp. 637-650).
1933. — LEMÉE (G.). — *Idem*. II. Les buttes calloviennes des environs d'Alençon (*Idem*, **80**, pp. 814-822).
1934. — LEMÉE (G.). — Sur l'alliance du hêtre, ou Fagion, dans le Perche et le Nord-Ouest de la France (*C.R. Ac. Sc.*, **199**, pp. 1157-1159).
1936. — LEMÉE (G.). — L'association climatique finale, ou climax, dans le territoire du Perche (*Idem*, **202**, pp. 83-85).
1936. — LEMÉE (G.). — Les sols de lande sur les sables du Perche (*Bull. Soc. Linn. Norm.*, 8^e s., **9**, pp. 49-52).
1911. — LETACQ (A.-L.). — L'if (*Taxus baccata* L.) et le sapin (*Abies pectinata* DC.) sont-ils indigènes en Normandie (*C.R. Congr. Soc. sav.*, Caen).
1921. — LETACQ (A.-L.). — Note sur la flore du Crochemêlier et de Cône-Bergère près Bellême (Orne) (*Bull. Soc. Linn. Norm.*, 7^e s., **4**, pp. 214-218).
1923. — LETACQ (A.-L.). — Observations sur *Monotropa hypophagos* Dum. et *Goodyera repens* R. Br. trouvés sur les Monts d'Eraines (Calvados) (*Idem*, **6**, pp. 37-41).
1931. — LINDQUIST (B.). — The ecology of the scandinavian beech-woods (*Svenska Skogsvardsf. Tidskr.*, **3**, pp. 179-532).
1928. — LITARDIÈRE (R. de). — Etudes sociologiques sur les pelouses xérophiles calcaires du Domaine atlantique français (*Arch. de Bot.*, **2**, pp. 1-48).
1933. — LITARDIÈRE (R. de). — Une nouvelle station d'*Eupteris aquilina* en terrain alcalin (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **80**, pp. 230-233).
1905. — LIVINGSTON (B.E.). — Physical properties of bog water (*Bot. Gaz.*, **39**, pp. 348-355).
1931. — LUNDEGARDH (H.). — Environment and plant development, being « Klima und Boden in ihren wirkung auf das Pflanzenleben » (London).

1926. — LUQUET (A.). — Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne. Les associations végétales du massif des Monts-Dore (*Th. Univ. Paris*).
1904. — MAGNIN (A.). — La végétation des lacs du Jura (Paris, 1907).
1909. — MAIRE (R.). — La végétation de la Lorraine (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **56**, pp. LXIII-LXXVIII).
1929. — MALCUIT (G.). — Contribution à l'étude phytosociologique des Vosges méridionales saônoises (*Th. Univ. Lille*).
1910. — MASSART (J.). — Esquisse de la géographie botanique de la Belgique (*Rec. Inst. Bot. Bruxelles*, VII Bis).
1897. — MATHIEU (A.). — Flore forestière, 4^e éd. revue par P. Fliche (Paris).
1867. — MAURY (A.). — Les forêts de l'ancienne Gaule (Paris).
1921. — MEVIUS (W.). — Beiträge zur Physiologie « kalkfreundlicher Gewächse » (*Jahrb. Wiss. Bot.*, **60**, pp. 147-183).
- 1919-20. — MUSSET (R.). — Le Perche. I. Le Perche, nom de pays. II. Le relief du Perche (*Ann. Géogr.*, **28**, pp. 342-359; **29**, pp. 99-126).
1934. — MUSSET (R.). — La répartition saisonnière des pluies dans l'ouest et particulièrement en Normandie (*Bull. Soc. Linn. Norm.*, 8^e s., **7**, pp. 49-67).
1926. — NÉMEC (A.). — Sur l'humification de la couverture morte des sols forestiers (*C.R. Ac. Sc.*, **281**, pp. 590-592).
1928. — NÉMEC (A.). — Untersuchungen über die Humifizierung von Waldhumus (*Zeits. Forst. Jagdw.*, **7-8**, pp. 11-23).
1923. — NICHOLS (G.E.). — A working basis for the ecological classification of plant communities (*Ecology*, **4**, pp. 11-23, 154-179).
1921. — OLSEN (C.). — Studies on the Hydrogen ion concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants (*C.R. Trav. Labor. Carlsberg*, **15** (1), Copenhagen).
1926. — OBOLENSKY (V.N.). — Effect of arborous vegetation on the temperature of the soil and the temperature and humidity of the air (*Journ. of Geophysics and Meteorol.*, **3** (3-4), pp. 113-140).
1908. — PAUL (H.). — Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna und ihre Ursache (*Mitt. Kgl. Bayr. Moorkulturanstalt*, **63**).
1935. — PAVILLARD (J.). — Eléments de Sociologie végétale (Phytosociologie) (Paris, Hermann).
1935. — PAVILLARD (J.). — The present status of the plant association (*Bot. Review*, pp. 210-232).
1920. — PEARSALL (W.H.). — The aquatic vegetation of the english lakes (*Journ. Ecol.*, **8**, pp. 163-171).
1934. — PÉCHEUX (H.). — Variation de l'éclairement diurne (*Rev. Scientif.*, **71**).

1935. — QUANTIN (A.). — L'évolution de la végétation à l'étage de la chèneaie dans le Jura méridional (*Stat. int. Géobot. méd. alp.*, communic. 37).
1928. — RALLET (L.). — Essai d'étude phytosociologique des tourbières calcaires du Montmorillonais (*Bull. Soc. Bot. Deux-Sèvres*, pp. 109-119).
1935. — RALLET (L.). — Etude phytogéographique de la Brenne (*Bull. Soc. Sc. nat. Ouest France*, pp. 1-280).
1935. — REYNAUD-BEAUVERIE (Mme M. A.). — Les différents modes d'atterrissement des étangs de la Dombes : conséquences pratiques, remèdes proposés (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 81, pp. 359-375).
1930. — RIDLEY (H.N.). — The dispersal of plants throughout the world (Ashford, 744 p.).
1916. — RIGG (G.). — The toxicity of bog water (*Amer. Journ. Bot.*, 8).
1916. — RIGG (G.). — Physical conditions in Sphagnum bogs (*Bot. Gaz.*, 61).
1919. — RIGG (G.) and THOMPSON. — Colloidal properties of bog water (*Id.*, 68).
1932. — ROBINSON (G.W.). — Soils. Their origin, constitution and classification (London).
1922. — ROMELL (L.G.). — Die Bodenventilation als ökologischer Faktor (*Meddelanden fran Statens skogsf.*, 19, pp. 125-360).
- 1890-1902. — ROMANET (de). — Géographie du Perche et Chronologie de ses comtes (Mortagne).
1923. — RUSSELL (E.J.). — Les conditions du sol et la croissance des plantes (Paris, Flammarion).
1916. — SALISBURY (E.J.). — The oak-hornbeam woods of Hertfordshire (*Journ. of Ecol.*, 4).
1924. — SALISBURY (E.J.). — The influence of earth worms on soil reaction and the stratification of undisturbed soils (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, 46, pp. 415-425).
1925. — SALISBURY (E.J.). — The structure of woodlands (*Veröff. Geobot. Inst. Rübel*, 3, pp. 334-354).
1936. — SALISBURY (E.J.). — The light climate of woodlands (*Bull. Soc. bot. Suisse, Festb. Ed. Rübel*, 46, pp. 1-11).
1932. — SANSON (J.). — Essai de climatologie agricole du département de Seine-et-Oise (*la Météorol.*, 89-91, pp. 351-421).
- 1896-1902. — SCHRÖTER (C.) und KIRCHNER. — Die Vegetation des Bodensee (Lindau).
1933. — SELTZER (P.). — Sur la répartition verticale de la température de l'air dans les deux premiers mètres au-dessus du sol (*C.R. Ac. Sc.*, 196, pp. 1626-1628).
1931. — SIEGRIST (R.). — L'analyse mécanique du sol (*St. int. Géob. méd. alp.*, n° 9).

1915. — SKENE (M.). — The acidity of Sphagnum and its relation to chalk and mineral salt (*Ann. Bot.*, **29**, pp. 65-87).
1923. — STOCKER (O.). — Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald- und Heidepflanzen (*Ber. d. Deut. Bot. Ges.*, **41**, pp. 145-150).
1933. — SZYMKIEWICZ (D.). — Etudes climatologiques. XXIV (*Acta Soc. Bot. Polon.*, **10** (3), p. 479).
1911. — TANSLEY (A.G.). — Types of british Vegetation (Cambridge).
1920. — TANSLEY (A.G.). — The classification of Vegetation and the concept of development (*Journ. Ecol.*, **8**, pp. 118-149).
1929. — TANSLEY (A.G.). — Succession : the concept and its values (*Proc. Intern. Congr. Plant Sc.*, **1**, pp. 677-686).
1884. — TEISSERENC DE BORT (L.). — Etude sur la distribution moyenne de la nébulosité à la surface du Globe (*Ann. Bur. centr. météorol. Fr.*, paru en 1886).
1908. — TRANSEAU (E.N.). — Relation of plant societies to evaporation (*Bot. Gaz.*, **45**, pp. 217-231).
- 1929-30. — TÜXEN (R.). — Über einige nordwestdeutsche Waldassoziationen von regionaler Verbreitung (*Jahrb. Geogr. Ges. Hannover*).
1932. — TÜXEN (R.). — Wald- und Bodenentwicklung in Nordwestdeutschland (*Wanderverf. d. Nordwestd. Forstv. Hannover*, **37**, pp. 17-37).
1933. — TÜXEN (R.). — Klimaxprobleme des nw-europäischen Festlandes (*Nederl. Kruidk. Arch.*, **43**, pp. 293-309).
1936. — TÜXEN (R.) and DIEMONT (W.H.). — Weitere Beiträge zum Klimaxproblem des westeuropäischen Festlandes (*Mitt. Naturwissensch. Ver. Osnabrück*, **23**, pp. 131-184).
1934. — VENEMA (H.J.). — Recherches sur le pH de la litière de quelques plantes sclérophylles et de quelques profils du sol rouge méditerranéen (*St. Géobot. Médit. Alp.*, **28**, 26 p.).
1928. — WAKSMAN (S.A.) and STEVENS (K.R.). — Contribution to the chemical constitution of peat. II. Chemical composition of various peat profiles (*Soil Sc.*, **26**, pp. 239-251).
1928. — WALTER (H.). — Verdunstungsmessungen auf kleinstem Raume in verschiedenen Pflanzengesellschaften (*Jahrb. Wiss. Bot.*, **68**, pp. 233-288).
1909. — WARMING (E.). — Ecology of plants (Oxford).
- 1918-31. — WARMING (E.) et GRAEBNER (P.). — Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (Berlin).
1917. — WEAVER (J.E.). — A study of the vegetation of southeastern Washington and adjacent Idaho (*Univ. Nebr. Studies*, **17**).
1917. — WEAVER (J.E.). — Ecological studies in the tension zone between prairie and woodland (*Univ. Nebr. Studies*, **17**).
1924. — WELSCH. — Esquisse géologique des régions naturelles du département de la Sarthe (Le Mans, 31 p.).

1907. — WIESNER (J.). — Der Lichtgenuss der Pflanzen (Leipzig).
1928. — WILCZEC (E.), BEAUVERD (G.) et DUTOIT (D.). — Le comportement écologique du *Bromus erectus* L. (*Festschr. Hans Schinz*, **73**).
1906. — WOODHEAD (E.W.). — Ecology of woodland plant (*Journ. Linn. Soc.*, **37**, pp. 333-406).
1909. — YAPP (R.H.). — On stratification in the vegetation of a marsh and its relation to evaporation and temperature (*Ann. Bot.*, **23**, pp. 275-320).
1928. — ZLATNIK (A.). — Etudes écologiques sur le *Sesleria caerulea* et le *Seslerion calcareae* en Tchécoslovaquie (Prague).
1935. — ZOBRIST (L.). — Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen des *Schaenetum nigricantis* im nordostschweizerischen Mittellande (*Beitr. z. Geobot. Landesaufn. d. Schweiz*, **18**, 144 p.).
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XVII

- Fig. 1. — Pelouse xérophile sableuse de l'*Artemisietum campestris*, facies herbeux à *Koeleria cristata gracilis* (rel. 5, tabl. 7). Butte de la Borde à Saint-Ulphace, août 1935.
- Fig. 2. — Pelouse xérophile calcaire du *Festucetum duriusculae*, facies typique discontinu à *Festuca duriuscula*, parsemé de pins silvestres provenant de semis naturels et de genévriers. Bazoches-sur-Hoëсне, août 1935.

PLANCHE XVIII

- Fig. 1. — Ceintures externes de végétation d'un étang oligotrophe à grève : au premier plan et au centre, facies à *Littorella lacustris* de l'*Heleochareto-Littorelletum* envahi à sa partie inférieure (à droite) par *Scirpus lacustris* et à sa partie supérieure (à gauche) par *Sc. lacustris* (au premier plan), *Phragmites communis* et *Phalaris arundinacea* (derrière le personnage), héliophytes édifiant le *Scirpeto-Phragmitetum*. Etang de Chaumont à la Grande Trappe, août 1934.
- Fig. 2. — Ceintures internes de végétation d'un étang oligotrophe : du premier plan vers le fond, *Myriophylletum verticillati* (facies à *Potamogeton natans*, puis à *Nymphaea alba*), *Magnocaricetum* (facies submergé à *Carex stricta* en touradons), *Scirpeto-Phragmitetum* (facies à *Phragmites communis* dominant). Conturbie à Randonnai, août 1935.

PLANCHE XIX

- Fig. 1. — Ceintures de végétation d'un étang dystrophe : de gauche à droite, *Scirpeto-Phragmitetum* à *Phragmites*, *Helodeto-Sphagnetum* submergé, puis émergé, où apparaissent des touradons isolés de *Molinia caerulea*, et large ceinture de *Molinietum*; au fond à droite, des peuplements de boulaux établissent le stade initial de la chênaie. Etang de la Mare-aux-Loups en forêt de Vibraye, août 1935.
- Fig. 2. — Grandes tourbières à Hypnacées sur les sables du Perche : facies à *Schaenus nigricans* du *Schaeneto-Juncetum obtusiflori*, avec pieds isolés et stériles de *Phragmites*. Tourbière de Culoiseau à Moutiers. Août 1934.

PLANCHE XX

- Fig. 1. — Grandes tourbières sur sables du Perche : au premier plan, tourbière plate neutro-alkaline à Hypnacées (*Schaeneto-Juncetum*) avec touffes de *Carex paniculata* jalonnant un ruisseau; au second plan, tourbière de pente acide à Sphaignes dominée par le *Tetraliceto-Sphagnetum*; au fond, au-dessus des suintements, plantation ancienne de pins silvestres. La Grande-Trappe, août 1931.

Fig. 2. — Microtourbière de pente sur les sables oxfordiens, à la base du calcaire « corallien » : *Schaeneto-Juncetum*, facies à *Juncus obtusiflorus*. Vallée de l'Aulnai à Bazoches-sur-Hoëgne, août 1935.

PLANCHE XXI

Fig. 1. — Tourbières de pente sur sables du Perche : à partir du premier plan, Bruyère à Sphaignes avec quelques touffes de *Schaenus nigricans* survivantes d'un stade neutro-alkalin à Hypnacées, puis *Molinietum* acide sur tourbe, nettement délimité de la lande aride susjacente à *Calluna* par la ligne des suintements. Tourbière de Gannes à l'Hôme-Chamondot, juillet 1934.

Fig. 2. — *Idem*. Bruyère à Sphaignes, ou *Tetraliceto-Sphagnetum*, facies à *Erica tetralix* et *Molinia caerulea*; au fond, chênaie et aulnaie à Sphaignes. Tourbière de Brotz à l'Hôme-Chamondot, juillet 1934.

PLANCHE XXII

Fig. 1. — Grandes tourbières sur sables du Perche : touffe de *Sphagnum cymbifolium* large de 1 mètre établie près de la limite supérieure de la tourbière au sein du *Schaeneto-Juncetum* (facies à *J. obtusiflorus*) ; on distingue des pieds d'*Epipactis palustris* stérile, de *Juncus* et d'*Eupatorium Cannabinum* survivants parmi les Sphaignes, et des touffes nouvelles venues d'*Erica tetralix*. Tourbière des Minières à Regmalard, août 1934.

Fig. 2. — *Idem*. Bombement de Sphaignes embruyéré (devant le buisson ; on ne distingue qu'*Erica tetralix*) envahissant la tourbière neutro-alkaline peuplée par le *Schaeneto-Juncetum* et l'aulnaie (au fond au premier plan frondes de *Polystichum Thelypteris*). La grande Trappe, août 1932.

PLANCHE XXIII

Fig. 1. — Grandes tourbières sur sables du Perche : stade d'assèchement du *Tetraliceto-Sphagnetum*, à *Eriophorum vaginatum* et *angustifolium* ; au fond, lande arbustive à *Betula*. Tourbière de Gannes, juillet 1934.

Fig. 2. — Lande aride à *Calluna* et *Erica cinerea* sur sables du Perche, fortement broutée par les lapins : les touffes éparses et déprimées séparées par un tapis continu de Mousses et de Cladoniacées (*Cl. impexa* forme les taches claires) montrent la dégradation accentuée de la lande. Longny, juin 1935.

PLANCHE XXIV

Fig. 1. — Massif de pins silvestres ancien (70 ans) et de belle venue sur le plateau d'argile à silex : sous-bois prospère de *Vaccinium Myrtillus* d'où émergent des frondes éparses de *Pteridium aquilinum* ; on voit un sous-étage de *Fagus* et *Quercus sessiliflora* en constitution. Forêt du Perche, août 1935.

Fig. 2. — Lande aride à *Calluna* sur pente de sables du Perche : la couverture organique d'humus brut a été détruite dans le sentier où le sable blanchi des horizons éluviaux est mis à nu ; au fond, plantation de pins sur le bord du plateau d'argile à silex. Forêt de la Trappe, juillet 1936.

PLANCHE XXV

Fig. 1. — Aspect vernal de la futaie du *Querceto-Carpinetum* typique : peuplement d'*Anemone nemorosa* avec *Primula elatior* clairsemés ; sous étage de sapins en bouquets dans les vides de la futaie. Bois de Prulai près Mortagne, avril 1935.

- Fig. 2. — Futaie de hêtres du *Querceto-Fagetum* : facies à *Melica uniflora* dense avec *Rubus fruticosus* agg. épars. Forêt de Bellême, juillet 1935.

PLANCHE XXVI

- Fig. 1. — Futaie de *Quercus sessiliflora* (*Quercetum occidentale*) : strate herbacée discontinue à *Festuca heterophylla* et *Deschampsia flexuosa* codominants, *Pteridium* épars. Forêt de Vibraye, août 1935.
- Fig. 2. — Futaie jeune de *Quercus robur* (= *Q. pedunculata*) (*Querceto-Holcetum*) : strate herbacée continue de *Holcus mollis* avec *Pteridium* épars. Forêt du Perche, août 1935.

PLANCHE XXVII

- Fig. 1. — Futaie ancienne du *Quercetum occidentale Ilicetosum*, association climatique finale : fourré dense de houx atteignant à gauche les proportions d'un arbuste élevé ; sol couvert de litière non décomposée, avec *Pteridium* épars. Forêt de Bellême, juillet 1934.
- Fig. 2. — Forte éclaircie de quelques mois dans le *Quercetum Ilicetosum* : la litière est entièrement détruite, le houx coupé ; apparition d'*Epilobium spicatum* (touffe de gauche), de *Senecio silvaticus* (touffe de droite) avec une hampe florale de *Digitalis purpurea*. Forêt de Bellême, août 1935.

PLANCHE XXVIII

- Fig. 1. — Profil du sol du *Quercetum Ilicetosum* (pédoclimax) en voie de transformation en sol de lande : A_0 : strate organique d'humus brut ; A_{1-2} : horizons éluviaux ; B_1 : alios humide enrobant les racines d'arbres ; B_2 : alios ferrugineux durcis ; B_3 : bandes alternativement rouges et claires caractéristiques de l'association sur sol sableux. Forêt de Bellême, avril 1934.
- Fig. 2. — Profil de lande sur sables du Perche : A_0 : humus brut ; A_{1-2} : horizons éluviaux décolorés ; B_1 : alios humique fortement sinueux ; B_2 : alios ferrugineux durcis (la hauteur totale du profil sur la photographie est de 50 cm.). Forêt de la Trappe, juillet 1936.

PLANCHE XXIX

- Fig. 1. — Profil de *Quercetum occidentale* sur sables du Perche : les horizons B à bandes ferrugineuses étroites caractéristiques sont tronqués à leur partie supérieure (la hauteur du manche de l'outil est de 45 cm.). Butte de Chartrage à Mortagne, avril 1935.
- Fig. 2. — Profil de sol du *Quercetum roboris* sur marne cénomaniennne : en G, niveau de *glei* compact et humide (le manche de l'outil a 35 cm.). Bois de Saint-Denis-sur-Huisne, décembre 1936.

TABLE DES MATIÈRES

	page
INTRODUCTION	7
Chapitre I. — APERÇU GÉOGRAPHIQUE DU PERCHE.....	12
Chapitre II. — MÉTHODES DE RECHERCHES FLORISTICO-ÉCOLOGIQUES...	26
Chapitre III. — LES PELOUSES XÉROPHILES.....	35
I. Pelouses xérophiles siliceuses.....	35
II. Pelouses xérophiles calcaires.....	54
Chapitre IV. — LES ASSOCIATIONS AQUATIQUES ET SEMI-AQUATIQUES...	78
Associations aquatiques.....	78
Associations semi-aquatiques.....	86
Evolution de la végétation des étangs du Perche.....	113
Chapitre V. — LES TOURBIÈRES ET PRAIRIES MOUILLÉES A HYPNACÉES..	116
I. Caractères généraux des tourbières du Perche.....	116
II. Etude spéciale des associations.....	119
Chapitre VI. — LES LANDES ET LES TOURBIÈRES A SPHAIGNES.....	154
Chapitre VII. — LES PLANTATIONS DE PINS.....	204
Chapitre VIII. — LES ASSOCIATIONS SILVATIQUES MÉSOPHILES.....	228
Chapitre IX. — LES ASSOCIATIONS SILVATIQUES HYGROPHILES.....	338
CONCLUSIONS.....	360
Index bibliographique.....	376
Explication des planches.....	386

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

La croissance des végétaux : les auxines.

Vu et approuvé :

Paris, le 31 mai 1937.

Le Doyen de la Faculté des Sciences.

Ch. MAURAIN

Vu et Permis d'Imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY

IMPRIMERIE
ANDRÉ LESOT
3, rue des Pliants, 3
NEMOURS (S.-& M.)

et
10, rue de l'Éperon, 10
— PARIS (VI^e) —



1. Facies à *Kœleria gracilis* de l'*Artemisietum campestris*



G. Lemée, Phot

2. Facies typique du *Festucetum duriusculae*



1



2

G. Lemée, Phot.

Ceintures de végétation des étangs oligotrophes



1. Ceintures de végétation d'un étang dystrophe



G. Lemée, Phot.

2. Tourbière à Hypnacées



G. Lemée, Phot.

1



2

Tourbières à Hypnacées



1



2

C. Lemée, Phot.

Tourbières à Sphaignes



1



2

G. Lemée, Phot.

Bombements de Sphaignes dans la tourbière à Hypnacées



1. Peuplement d'*Eriophorum* dans la tourbière à Sphaignes



G. Lemee, Phot.

2. Lande aride à *Calluna* très dégradée par les lapins



G. Lemée, Phot

1. *Pinerate siliceuse*



2. *Lande aride à Calluna*



1. Aspect vernal du *Querceto-Carpinetum*



G. Lemée, Phot.

2. Facies à *Melica uniflora* du *Querceto-Fagetum*

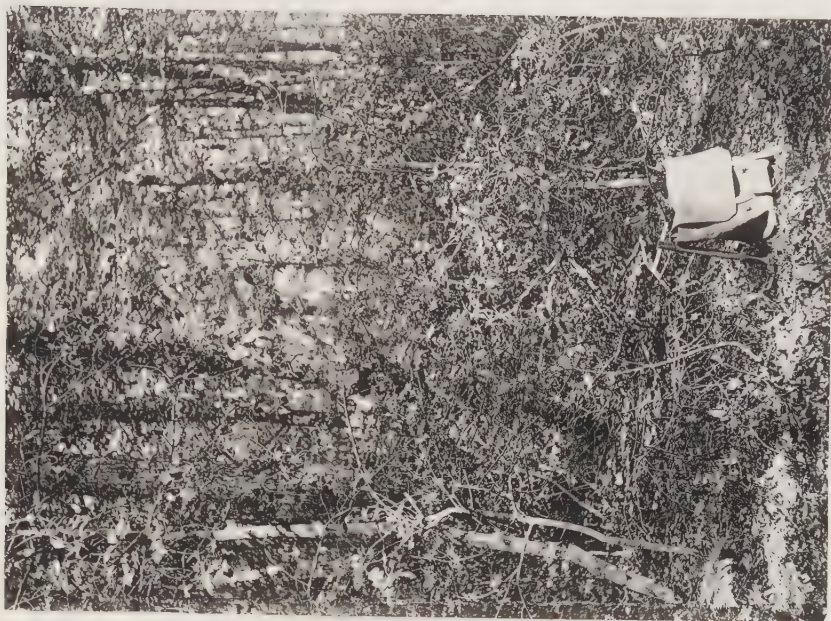


1 *Quercetum occidentale*



G. Lemée, Phot.

2. *Querceto-Holcetum mollis*

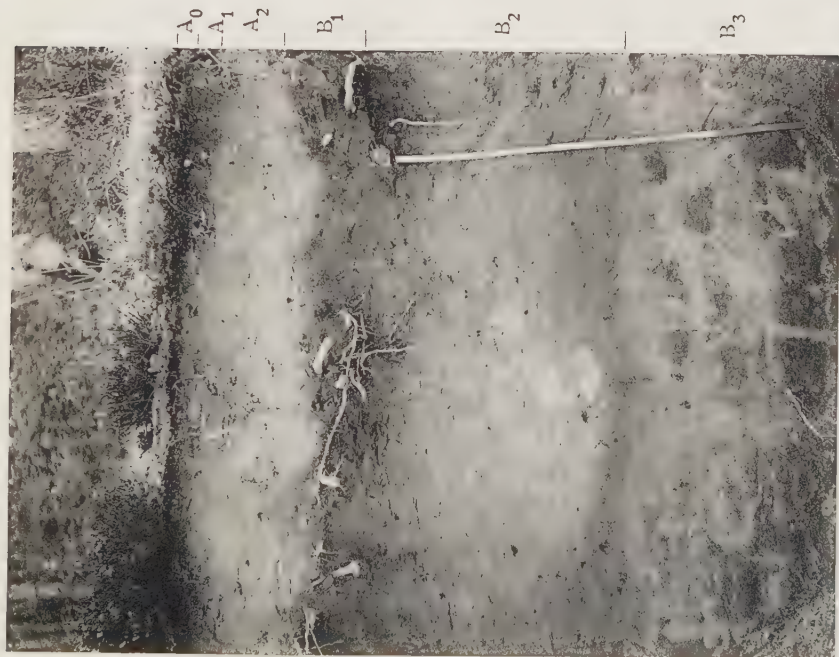


1. Le *Quercetum occidentale Ilicetosum*, groupement climatique



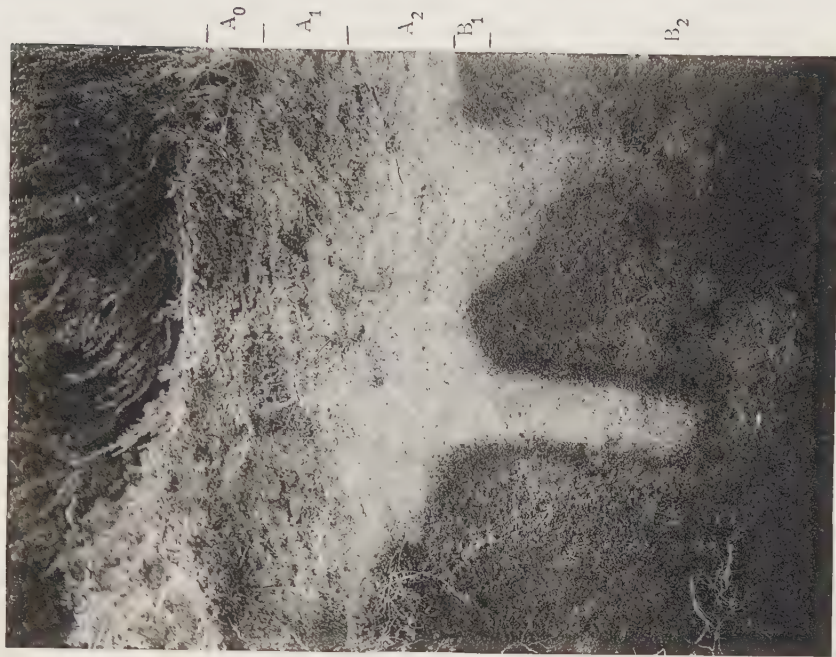
G. Lemée, Phot.

2. Coupe récente dans le *Quercetum occidentale Ilicetosum*



G. Lemée, Phot.

1



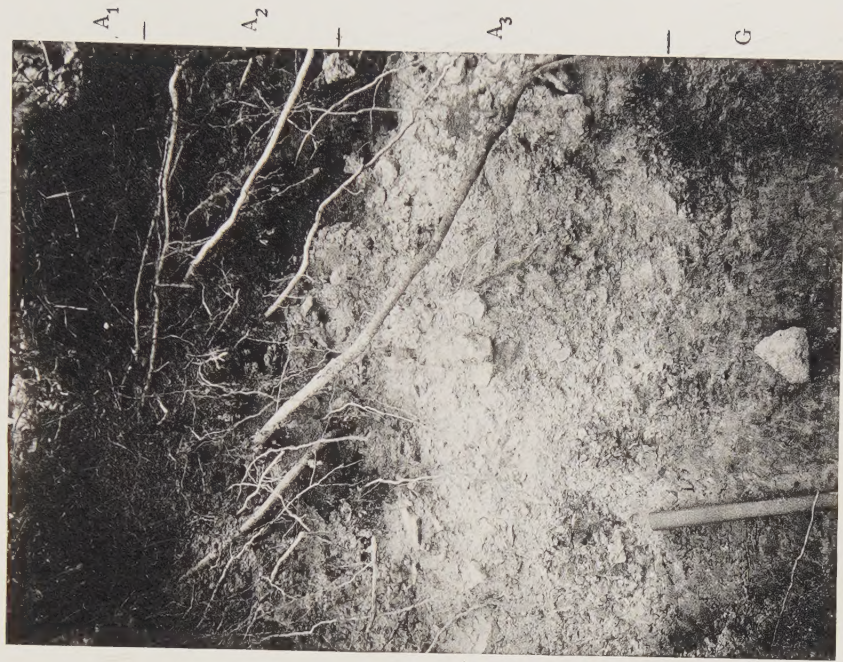
2

Profils de sols de lande



G. Lemée, Phot.

1. Profil de sol de *Quercetum occidentale*



2. Profil de sol de *Quercetum roboris*

IMPRIMERIE
ANDRÉ LESOT
3, rue des Pliants, 3
NEMOURS (S.-& M.)

et
10, rue de l'Éperon, 10
— PARIS (VI^e) —
